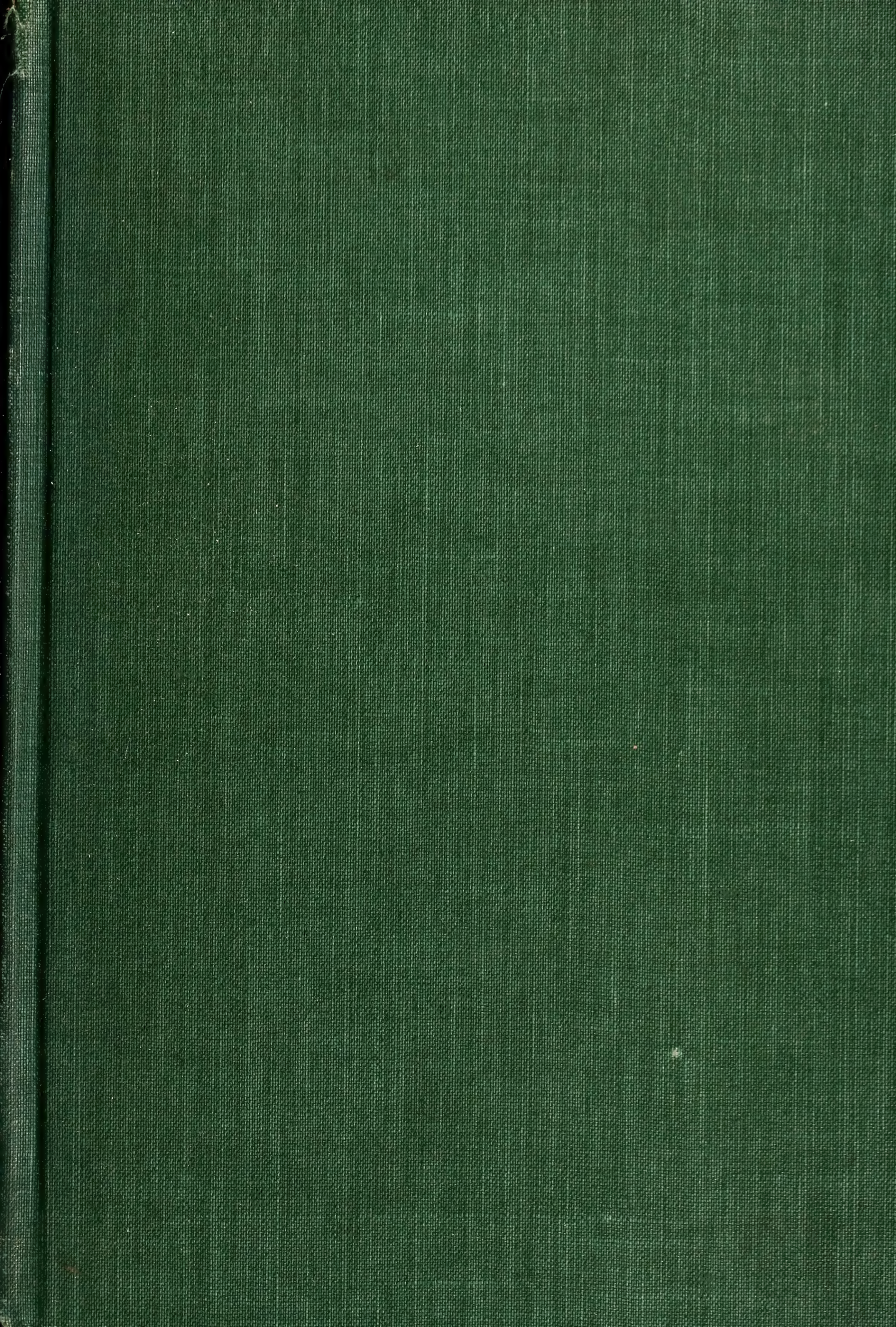
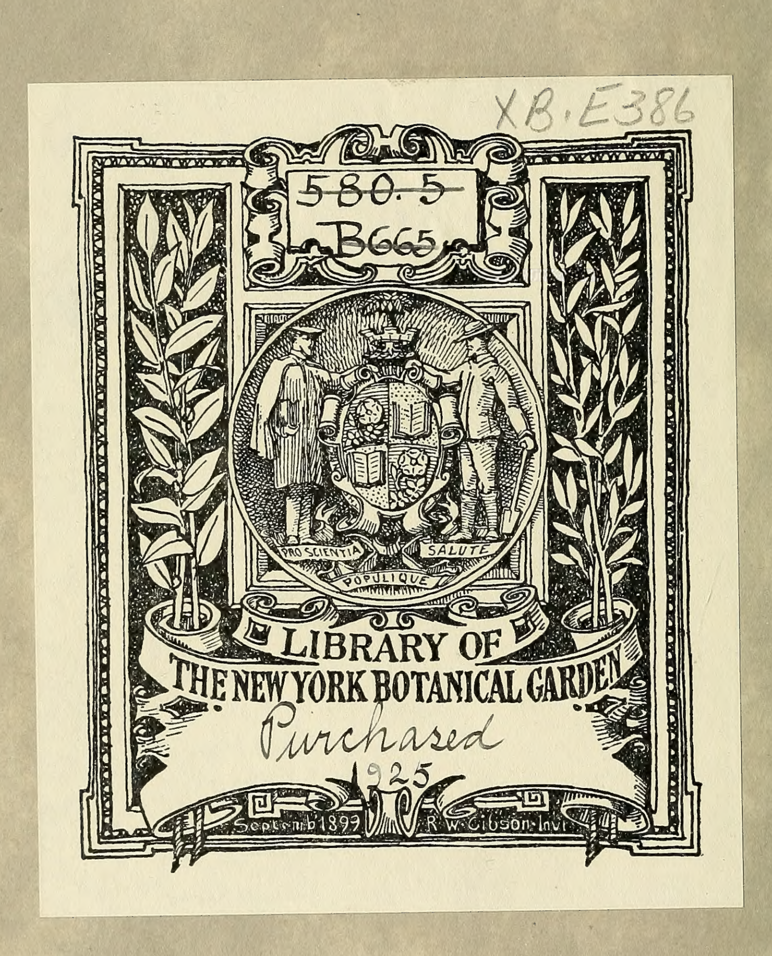
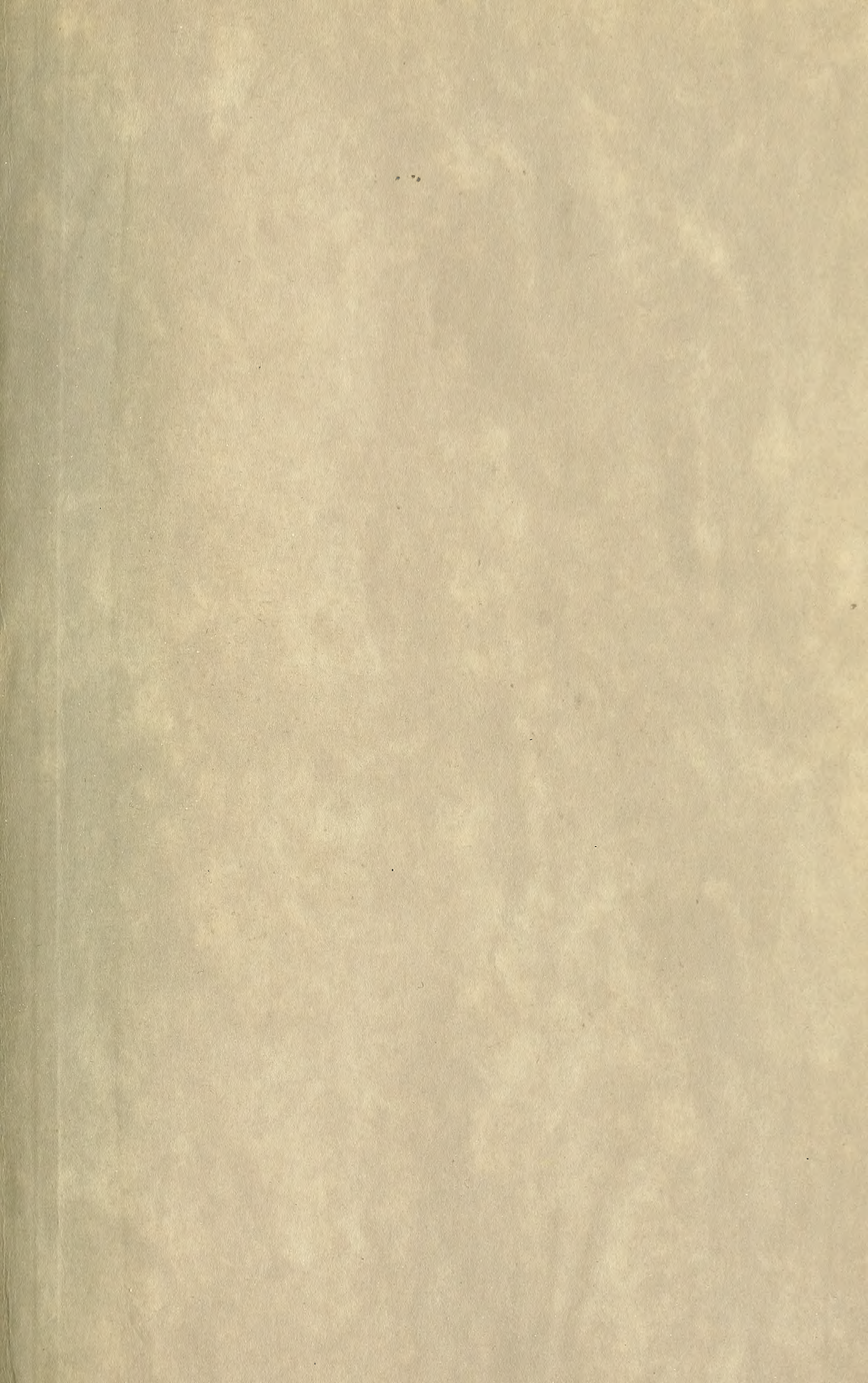
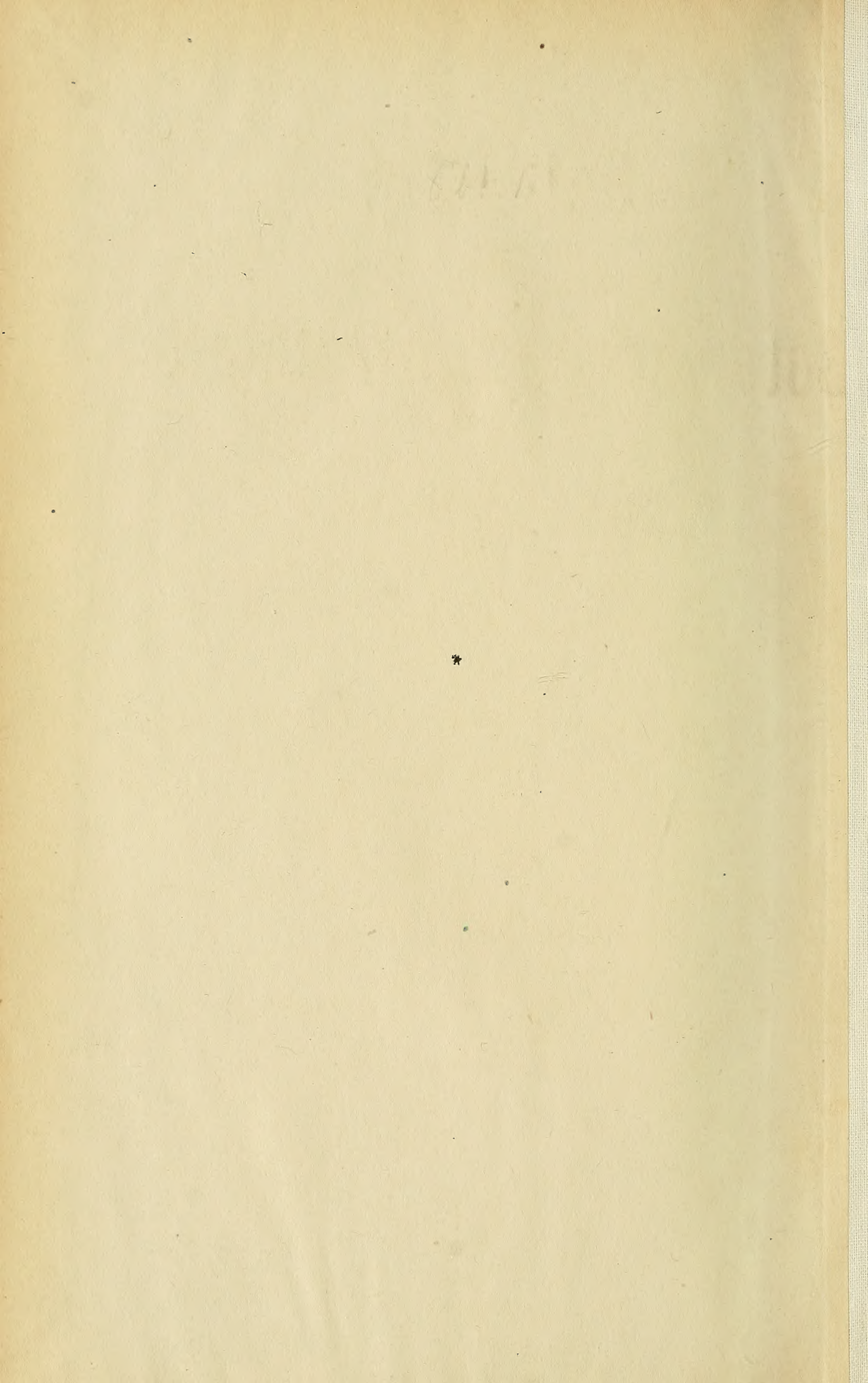



580.5
B665
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1925
Septemb 1899
R.W. Gibson Invt








# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

---

## Original-Arbeiten.

---

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

---

## Band XXXVIII.

Erste Abteilung:

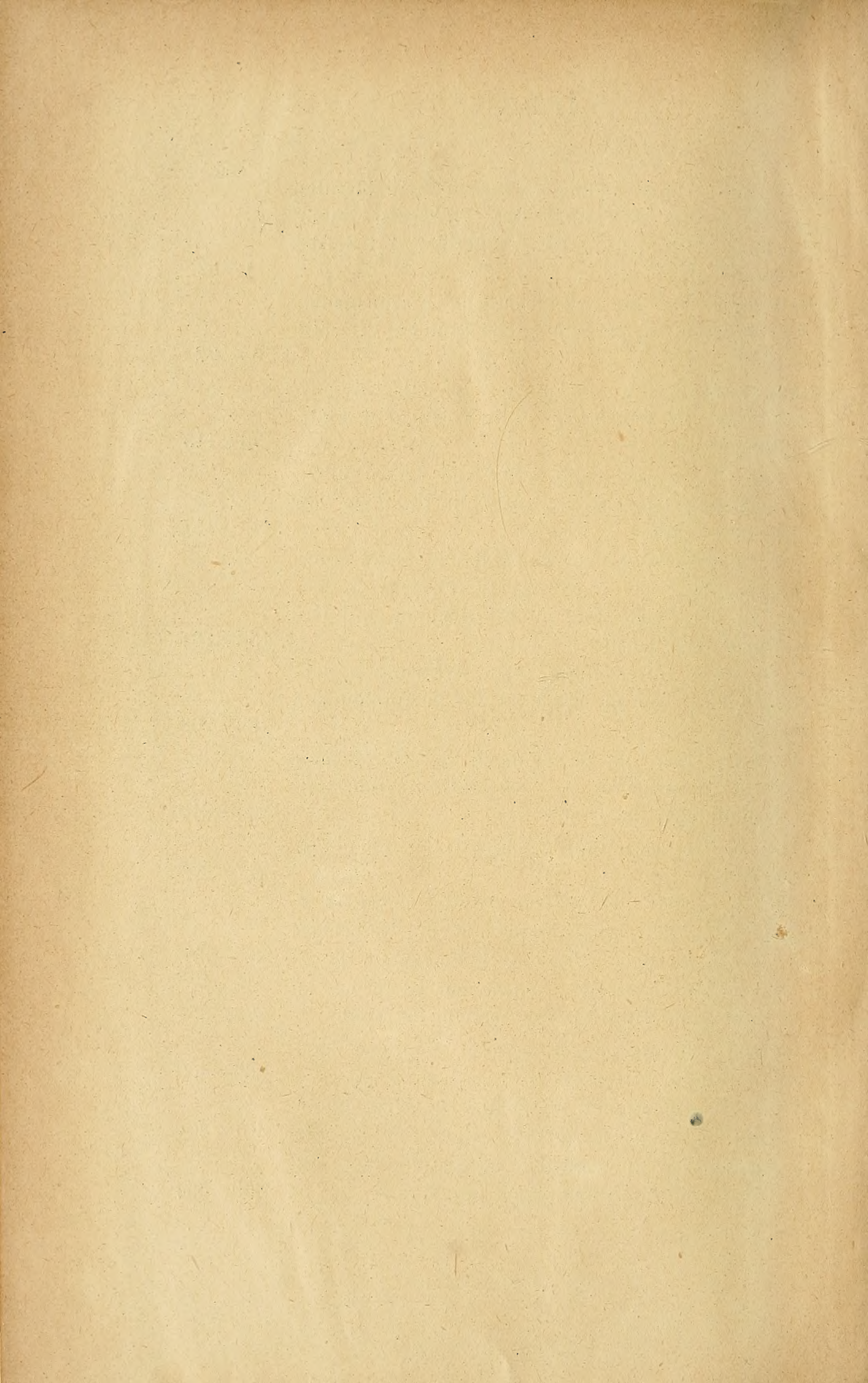
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 11 Tafeln und 151 Abbildungen im Text.

---

1921
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

# Inhalt.



# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

---

## Original-Arbeiten.

---

Herausgegeben

von

**Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm**
**in Bamberg.**

---

**Band XXXVIII.**

**Erste Abteilung:**

**Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.**

**Heft 1.**

---

1921
**Verlag von C. Heinrich**
**Dresden-N.**

**Ausgegeben am 15. März 1921.**

# Inhalt.



---

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Bamberg, Schützenstraße 22, I., mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

---

# Untersuchungen über die Beeinflussung der Protoplasmaströmung der Characeen durch mechanische und osmotische Eingriffe.

Von

**Luise Lauterbach.**

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

## Inhaltsverzeichnis.

# Einleitung.

In einer 1772 erschienenen Arbeit von Corti wurde zum ersten Male auf die in Pflanzenzellen sich findende Protoplasmaströmung hingewiesen, die vielleicht in allen Pflanzen vorhanden, jedoch besonders leicht und deutlich in Pflanzenhaaren, in den Blattzellen mancher Wasserpflanzen, besonders gut aber in den langen Zellen der Characeen zu beobachten ist. Schon die reiche Literatur, die sich mit jener allgemein protoplasmatischen Erscheinung beschäftigt, zeigt sowohl deren Bedeutung wie die Fülle der Fragen, die durch sie gestellt wurde. Sehr oft mit dem Problem der Mechanik der Protoplasmaströmung[1]) eng verbunden, dann aber auch wieder von dieser Frage ganz losgelöst, nur für sich bestehend, wurden eingehende Untersuchungen über die Beeinflussung der Strömung durch Außeneinwirkungen angestellt. Es wurden die Erfolge festgestellt, die durch chemische, mechanische und elektrische Eingriffe, durch Turgorschwankungen und Temperaturänderungen bedingt wurden.[2]) Es wurde gezeigt, daß diese oder jene Einwirkungen die Protoplasmaströmung scheinbar unbeeinflußt ließen, daß sie entweder einen temporären Strömungsstillstand, eine vorübergehende Verlangsamung oder Beschleunigung der Bewegung veranlaßten. Weiter stellte man fest, von welcher Art die Einflüsse sein mußten, die Reaktionen verursachten; man bestimmte die bei verschiedenen Bedingungen verschiedenen Intensitäten der Eingriffe, die einen Reaktionsanlaß darstellten; man prüfte das Verhältnis von Reaktionsanlaß zur Reaktion, und vor allen Dingen galten Untersuchungen der Reizleitung in Protoplasmaströmung zeigenden Zellen. Trotz vieler Arbeiten, die die Protoplasmaströmung nach jenen Gesichtspunkten untersuchten, herrscht durchaus keine Übereinstimmung in der Lösung dieser Fragen. Es sind noch weite Lücken vorhanden, die erst durch weitere Untersuchungen geschlossen werden können.

---

[1]) Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. 1886; Engelmann: Hermanns Handbuch der Physiologie. I. 1879; Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867; u. a. m.

[2]) u. a. Dutrochet: Annales des sciences naturelles. 2. Sér. T. 9; 1838. Hofmeister, l. c.; Nägeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. 1869. Heft 2; Keller, Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. [Diss.] Zürich, 1890; Klemm, Desorganisationserscheinungen der Zelle. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik.) Bd. 28. 1895; Schuster, Über den Einfluß von Sauerstoffpressung auf die Protoplasmaströmung. [Diss.] Leipzig, 1898; Clark, Über den Einfluß niederer Sauerstoffpressung auf die Bewegung des Protoplasmas. (Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft.) 1898; Hörmann, Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen. Jena 1898; Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik.) Bd. 24. 1899; Kretzschmar, Über Entstehung und Ausbreitung von Protoplasmaströmung infolge von Wundreiz. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik) Bd. 39. 1903; Ewart, On the Physics and Physiologie of Protoplasmic Streaming in Plants. Oxford 1903.

Ich wurde besonders durch die Arbeiten von Hörmann[1]) und Ewart[2]) angeregt, mich mit der Frage nach der Beeinflussung der Protoplasmaströmung durch Außeneinwirkungen zu beschäftigen. Es war vor allen Dingen jene Behauptung Hörmanns: Nur der Druck, der auf einem Teil der Zelle laste, bewirke Strömungsistierung in den Characeen-Zellen,[3]) die nach meiner Ansicht einer Nachprüfung bedurfte und die zunächst zum Anlaß meiner Untersuchungen wurde. Ich dehnte meine Untersuchungen dann weiter auf das Verhalten der Protoplasmaströmung der Characeen gegenüber mechanischen und osmotischen Eingriffen aus. Die dabei erzielten Ergebnisse, die des öfteren im Gegensatz zu früheren Forschungen standen, die andererseits bestätigend und erweiternd einen genaueren Einblick in die Verhältnisse tun ließen, sollen in den nächstfolgenden Kapiteln eingehend behandelt werden.

## Versuchsmaterial und Methodisches.

Die von mir angestellten Untersuchungen wurden am ausgedehntesten an Characeen ausgeführt, und zwar benutzte ich *Nitella opaca*[4]), *Tolypelopsis stelligera* (*Chara stelligera*), gelegentlich auch *Nitella flexilis* und *Nitella gracilis*. Sehr viel verwendete ich auch die berindete *Chara fragilis*. Letztere, ebenso wie *Nitella flexilis* und ein Teil der Kulturen von *Chara stelligera* wurde in großen Kübeln im Gewächshaus des Botanischen Gartens gehalten. In den Sommermonaten standen sie im Freien, im Winter in den Kalthäusern, stets aber in gedämpftem Licht, um das Überhandnehmen von Fadenalgen, sowie die Inkrustation der Characeen durch Kalziumkarbonat zu verhindern oder doch stark herabzudrücken. Etwaige vorhandene Inkrustation entfernte ich durch einen Kohlensäurestrom[5]), indem ich denselben in ein Gefäß mit destilliertem Wasser, in dem sich die für die Versuche bestimmten Sprosse befanden, einführte. Den Gasstrom ließ ich ungefähr 6—12 Stunden andauernd auf die Charenzellen einwirken; bei genügender Menge von destilliertem Wasser war dann die Inkrustation verschwunden.

Es starben verschiedentlich, wahrscheinlich durch das Zusammenwirken der Giftigkeit des destillierten Wassers und der Kohlensäure, die Rindenzellen ab, und mit Hilfe einer spitzen Pinzette und eines feinen Messers konnte ich, bei den abgetöteten Zellen beginnend, alle Berindungszellen ablösen, ohne dabei eine Verletzung oder Beschädigung der Internodialzellen herbeizuführen.

---

1) Hörmann, l. c.
2) Ewart, l. c.
3) Hörmann, l. c. p. 40.
4) Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Migula an dieser Stelle zu danken, der mir in liebenswürdiger Weise dieses Characeenmaterial verschaffte.
5) Hassak, Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen. Bd. 2. 1888. S. 465.

So erhielt ich Zellen, die kaum noch inkrustiert waren, jedenfalls aber stets so durchsichtig waren, daß ich mit großer Sicherheit den Augenblick der Stromsistierung und des Wiederbeginnens der Bewegung beobachten konnte.

Die Pflanzen der *Nitella opaca* und den anderen Teil der *Chara stelligera* kultivierte ich in 30—40 cm hohen, 15—20 cm breiten Glaszylindern, die ich bei kühler Temperatur, im Sommer im Nordgewächshaus des Botanischen Institutes, im Winter am Fenster eines geheizten Raumes, vor Sonnenlicht geschützt, stehen hatte.[1]) Kleine Glasschalen, die ich bequem in die Glaszylinder hineinstellen und wieder herausnehmen konnte, füllte ich mit einem Gemisch aus ausgefaulter, durchsiebter, sterilisierter Erde und aus gut ausgewaschenem Sand, und steckte dann die 2—3 internodienlangen Characeen-Sprosse hinein. Darauf brachte ich die Schalen in die hohen Zylinder, die ich vorsichtig mit abgestandenem, möglichst entgiftetem Wasser auffüllte, d. h. mit Wasser, das ich im Dunkeln in einem großen Gefäß, dessen Boden mit einem Erde-Sand-Gemisch bedeckt war, gehalten hatte. Durch die richtig gewählten Beleuchtungsverhältnisse — möglichst gedämpftes Licht — gelang es, ziemlich reine, von Inkrustation freie Sprosse zu kultivieren. Wuchernde Algen konnte ich durch unausgesetztes Jäten und durch eine zeitweilige schwarze Umhüllung des Kulturgefäßes unterdrücken, sogar ausrotten, wenn ich viele Charensprosse in einer Schale zum Anwachsen gebracht hatte. Um kräftige Sprosse zu erhalten, füllte ich von Zeit zu Zeit von neuem abgestandenes Wasser zu.

Als nicht sehr geeignet für meine Versuche erwies sich *Nitella flexilis* und eine *Nitella*, die wahrscheinlich eine Form der *Nitella gracilis* war. Diese beiden Spezies waren wohl ganz frei von der Kalziumkarbonatinkrustation, aber durch eine äußerst dicke Pflasterung mit Chlorophyllkörnern war die Protoplasmaströmung sehr schwer zu erkennen, zumal nur sehr selten Chlorophyllkörperchen, Plasmaballen oder grobkörnige Massen, die die Bewegung eindeutig angezeigt hätten, in der strömenden Schicht sich fanden. Nun fand ich bei Senn[2]) angegeben, daß die kräftig entwickelten Chloroplasten der Characeen der Strömung widerstehen, daß jedoch die geschädigten von der Hautschicht losgelöst und mit fortgerissen werden können. Daraufhin suchte ich die Kulturen von *Nitella flexilis* für meine Zwecke gebrauchsfähig zu machen, indem ich sie unter einem schwarzen Pappzylinder hielt. Jedoch selbst durch wochenlanges Verdunkeln gelang es mir nicht, die Chlorophyllkörner so zu schwächen, daß sie durch den Strom mit in die Protoplasmabewegung hineingezogen wurden. Es waren allerdings, jedoch nur in sehr wenigen Zellen, vereinzelte Chloroplasten strömend zu sehen, so daß ich jenen Verdunklungsversuchen keinen praktischen Wert beilegen

---

[1]) Giesenhagen, Untersuchungen über Characeen. (Flora. Bd. 82. 1896. S. 385.)

[2]) Senn, Die Gestalts- und Lagenveränderungen der Pflanzenchromatophoren. S. 282.

konnte. Stark verdünnte Lösungen von Methylenblau, Neutralrot und Bismarckbraun vermochten ebensowenig wie Coffeïn und Antipyrin eine Färbung oder einen Niederschlag zu veranlassen, wodurch die Strömung hätte sichtbar gemacht werden können.

Neben den Characeen benutzte ich zu etlichen Versuchen die Strömung zeigenden Parenchymzellen der Blätter von *Vallisneria spiralis* und *Elodea canadensis*, die Staubfädenhaare von *Tradescantia virginica* und Wurzelhaarzellen von *Trianea bogotensis*.

Zunächst möchte ich einige Bemerkungen vorausschicken, die für alle anzustellenden Versuche von Geltung sind (die präzise Schilderung der verschiedenen Versuchsanordnungen werde ich später bei Besprechung der jeweiligen Fragen geben). Ich machte es mir zur Aufgabe, nur möglichst normale, intakte, unter gleichen Bedingungen gehaltene Zellen bei vergleichenden Versuchen zu verwenden. Die Kontroll- und Vergleichsversuche wurden deshalb stets an annähernd gleichaltrigen Zellen ein und derselben Kultur ausgeführt. Außerdem ließ ich die aus den Gewächshäusern geholten und die aus meinen Glaszylindern abgeschnittenen Sprosse stets mehrere Stunden vor dem Versuch unbehandelt in einer Schale mit Wasser liegen, das die gleiche Temperatur anzeigte wie jenes, das ich später bei der Untersuchung benutzte. Auf diese Weise erhielt ich eine Gewöhnung an eine bestimmte Temperatur und gleichzeitig eine konstante Strömungsgeschwindigkeit; mit diesen Zellen arbeitete ich wie mit vollkommen ungereizten, denn nach dem stundenlangen Ausruhen war der durch das Abschneiden und Angreifen veranlaßte Eingriff in seiner Wirkung ausgeklungen.

Bei allen an Characeen-Zellen ausgeführten Untersuchungen wurden die zu beobachtenden Sprosse in ein selbstangefertigtes Wasserbassin aus Glas gebracht. Dieses war 20 cm lang, 8 cm breit und besaß einen $^1/_2$ cm hohen mit Siegellack aufgekitteten Glasrand. Die Charensprosse wurden bei den Versuchen stets von einer ca. $^1/_4$ cm hohen Wasserschicht überdeckt.

Zur Beobachtung der Zellen benutzte ich eine Linse, die bei mittlerer Vergrößerung zur Verhütung des Eintauchens derselben in das Wasser einen möglichst weiten Objektabstand hatte; als geeignet erwies sich Seibert II. Als Okular verwendete ich meistens ein Leitz-Okular III oder das Zeißsche Kompensationsokular VIII oder XII.

# Teil I.

## Die Wirkungen von Druck und Stoß auf die Protoplasmaströmung der Characeen.

### 1. Druck und Stoß als Reaktionsanlaß.

Es ist seit den Untersuchungen, die Dutrochet[1]) und Hofmeister[2]) an Protoplasmaströmung zeigenden Zellen

[1]) Annales des sciences natur. Sér. II. 1838. T. 9.

[2]) Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. S. 10.

anstellten, bekannt, daß ein plötzlicher Druck einen temporären Strömungsstillstand veranlassen kann. Hörmann[1]) erzielte den gleichen Erfolg, indem er auf das Ende einer *Nitella*-Zelle ein kleines Deckgläschen auflegte und auf dieses mit einer Präpariernadel oder Pinzette einen Druck ausübte. Ich wiederholte diese Versuche und fand seine Ergebnisse bestätigt. Ebenso beobachtete ich in den meisten Charen- und Nitellenzellen nach einem durch ein Glas- oder Holzstäbchen ausgeführten Druck oder Stoß eine transitorische Strömungsistierung. Daraufhin stellte ich Versuche mit einem Gelatinestäbchen an; die Gelatinehülle bestand aus einer 15 %igen Schicht, die in einer Dicke von 0,3—0,5 cm das Glasstäbchen umkleidete. So oft und lange ich mit ihm entrindete oder auch berindete Characeen-Zellen und *Tolypelopsis stelligera*-Zellen bestrich, ja sogar schlug, ich vermochte nicht, das strömende Plasma dieser Zellen zum Stillstand zu bringen. Zugleich nahm ich wahr, daß beim Schlagen mit einem bloßen Glasstab eine viel schwächere Kraft, als die, die ich beim Schlagen mit dem Gelatinestäbchen angewendet hatte, ausreichte, um eine Strömungsistierung hervorzurufen. Beim leisen Bestreichen der Zellen mit einem weichen Pinsel, unter Vermeidung stoßartig wirkenden Druckes, gelang es mir nicht, die Protoplasmabewegung zu vorübergehender Ruhe zu veranlassen. Auch ein flaches Korkstäbchen, das mit seiner Fläche, nicht mit seiner Kante durch leises Auf- und Abreiben mit den Zellen von *Chara* oder *Tolypelopsis* in Berührung kam, ließ die ungestört anhaltende Strömung scheinbar unbeeinflußt. Sobald ich jedoch beim Reiben oder beim intermittierenden Betupfen mit einem nicht allzu weichen Pinsel, oder beim Längsstreichen mit dem Korkstückchen stärker aufdrückte, so daß dabei eine durch das Mikroskop wahrnehmbare Deformation der Zellen eintrat, verursachte ich einen transitorischen Strömungsstillstand.

An diese Ergebnisse anschließend suchte ich die Wirkung eines durch Wasser ausgeübten Druckes auf die Protoplasmaströmung festzustellen. Das bewegte Wasser rief niemals eine Strömungsistierung hervor, selbst dann nicht, wenn es die Zellen so traf, daß es Biegungen derselben verursachte. Folgende Schilderung soll darüber Näheres aussagen: Es wurden verschiedenartigste Charensprosse benutzt, die an einem Ende mit einer 25 %igen Äther-Mastixlösung am Grunde des Bassins befestigt worden waren, und zwar derart, daß ich auf die vollkommen abgetrocknete Grundplatte des Versuchsgefäßes zunächst einen Tropfen der Äther-Mastixlösung gebracht hatte. Noch ehe dieselbe nach Verdunstung des Äthers fest geworden war, hatte ich das Versuchsobjekt so in das Bassin gelegt, daß die durchschnittene Endzelle in den Mastixtropfen zu liegen kam. Damit die Klebeflüssigkeit nicht an den Sproßzellen entlang laufen konnte, hatte ich kleine Holzstäbchen untergelegt; die Zellen lagen dadurch erhöht, und nur die tote Endzelle wurde von Mastix umgeben.

---

[1]) Protoplasmaströmung der Characeen. Jena 1898. S. 39.

Durch ein mit einem Mastixtropfen befeuchtetes Glassplitterchen, das ich fest auf die Endzelle aufdrückte, wurde der Sproß endgültig befestigt. Der Äther der Mastixlösung verflüchtigte sehr rasch, so daß ich, ohne eine Ablösung des Sprosses befürchten zu müssen, nun Wasser in das Bassin einfüllen konnte. Kurze Zeit nach dieser Manipulation stellte sich die Strömung, die durch die geschilderte Behandlung der Zellen sistiert worden war, wieder ein und erst dann, nachdem die normale, lebhafte Bewegung bereits seit längerer Zeit wieder vorhanden war, ging ich zu den eigentlichen Versuchen über. Nun erst brachte ich das Wasser des Bassins in Bewegung, indem ich das Versuchsgefäß schief stellte und aus einer größeren Flasche durch einen mit einem Quetschhahn versehenen Gummischlauch gleichmäßig und auch mit ganz kurz-ruckweisen Unterbrechungen Wasser über die Zellen laufen ließ. Durch die so entstehende Wellenbewegung wurde der beobachtete Sproß hin und her gerissen. Wie bereits erwähnt, folgte auf diese Einwirkungen kein Strömungsstillstand; im Gegenteil, in vielen Fällen konnte ich eine anhaltende, allerdings nicht sehr auffällige Beschleunigung beobachten. Die in diesem Falle eintretende erhöhte Strömungsgeschwindigkeit ist vielleicht auf die erhöhte Sauerstoffzufuhr zurückzuführen, die ja eine Folge des Umspülens der Zellen mit sehr sauerstoffreichem Wasser ist. Tatsächlich festgestellt ist jedenfalls, daß das Plasma der Charenzellen auch bei sehr bewegtem Wasser strömt.

Außer dem Einfluß, der durch allgemein bewegtes Wasser ausgeübt wurde, untersuchte ich die Beeinflussung der Strömung durch einen Wasserstrahl. Da jedoch die Versuchsobjekte in die ganze Zelle überdeckendem Wasser liegen mußten, kam bei Anwendung eines Wasserstrahls weder dessen volle Kraft in Betracht, noch wirkte der Wasserstrahl vollkommen als solcher, sondern es ergab sich dabei meistens eine lebhafte, allgemeine Wasserbewegung ziemlich des ganzen Inhaltes des Versuchsbassins. Es gelang mir, wenn auch nur in einigen wenigen Zellen von *Nitella opaca,* die besonders empfindlich waren und die vor dem Versuche mit dem Wasserstrahl schon bei leisestem Druck mit einem Glasstäbchen mit Stillstand der Strömung reagiert hatten, durch einen Wasserstrahl die Protoplasmaströmung zur zeitweiligen Sistierung zu veranlassen. Der Wasserstrahl mußte jedoch dabei möglichst heftig auf die Zellen aufprallen, was ich mit Hilfe einer kleinen Injektionsspritze erreichte.

Biegungen, die ich durch starke Wasserbewegung erzielte, verursachten, wie bereits erwähnt, keinen Strömungsstillstand. Bei dieser Versuchsanordnung war der Einbiegungswinkel verhältnismäßig sehr klein geblieben. Ich konnte ihn dadurch vergrößern, daß ich den Sproß, indem ich an den beiderseitig abgetöteten Endzellen anfaßte, hufeisenförmig, fast bis zur Einknickung, bog. Darnach beobachtete ich des öfteren eine Strömungsistierung. Dieser Erfolg trat aber nur in einem nicht allzu großen Prozentsatz der so behandelten Zellen ein, so daß mir diese Einwirkungen auf das strömende Charenplasma nicht von be-

sonderer Bedeutung zu sein schienen. Jedoch fast ausnahmslos stellte sich dann eine Reaktion ein, wenn die Zellen starken, ruckweise vor sich gehenden Längszerrungen ausgesetzt wurden. Diese Eingriffe waren es auch, die nach meinem Dafürhalten den Anlaß für den Strömungsstillstand darstellten, der bei einem schnellen Übertragen eines Charensprosses in ein danebenstehendes Wasserbassin gleicher Temperatur sehr häufig beobachtet wurde. Daß die Strömungsistierung bei diesem Verfahren durch Längszerrungen hervorgerufen wurde, daß sie nicht auf dem plötzlichen Wechsel des Wasserdruckes oder auf Turgorschwankungen zurückgeführt werden durfte, bewies folgende Tatsache: Es fand nämlich dann keine Beeinflussung der Protoplasmaströmung statt, wenn alles Wasser des Bassins schnell und vorsichtig, ohne daß die Zellen dabei gedrückt wurden, abgegossen und darauf mittels einer Pipette behutsam Wasser gleicher Temperatur nachgefüllt wurde.

Nach allen bisher geschilderten Versuchen hatte es den Anschein, daß jene Einwirkungen am wirksamsten, ja fast allein wirksam waren, die möglichst lokalbeschränkt das Plasma trafen, wie es z. B. bei einem mit einer Nadel oder Pinzette ausgeführten Stoß der Fall war. Die nächsten Untersuchungen galten nun der Klärung dieser vorläufigen Annahme. Ich fand, daß auch ein Druck oder Stoß, der sich über die ganze Zelle erstreckte, zu einem strömungsistierenden Anlaß wurde. Zur Erläuterung möchte ich eine genaue Schilderung geben, wie ich diese Einwirkung hervorbrachte. Ich benutzte z. B. eine 2 cm lange, entrindete Internodialzelle von *Chara fragilis*. Vermittelst einer 25 %igen Äther-Mastixlösung wurden die basal- wie spitzenwärts gelegenen Nachbarzellen auf dem Boden des Bassins befestigt, so daß die zu beobachtende Zelle glatt, ohne Zerrungen und Biegungen erfahren zu können, ausgestreckt zu liegen kam.

Zur Untersuchung des Verhaltens einer Zelle einem Druck gegenüber, der sich auf die ganze Länge eines Internodiums gleichmäßig erstreckte, im Gegensatz zu demjenigen, der nur lokal die Zelle traf, stellte ich mir eine kleine Apparatur her: Auf einem gut abgeschliffenen Objektträger, der also keine scharfen Kanten mehr aufwies, und 5 cm breit, $7^1/_2$ cm lang war, klebte ich auf die beiden Schmalseiten mit Siegellack je 2 Glasröhrchen auf, von denen jedes 40 Gramm Schrotkugeln enthielt. Unter den so belasteten Objektträger befestigte ich mit der 25 %igen Äther-Mastixlösung einen anderen 1,5 cm breiten, der ebenfalls sehr sorgfältig an den Kanten abgeschliffen war. Ich stellte mir so mehrere mit 160 Gramm belastete Objektträger her, unter die ich entweder Stege von 1,5 cm, 1 cm, 0,7 cm und 0,4 cm Breite mit Mastix angeheftet hatte. Auf diese Weise hatte ich stets die verschiedensten annähernd gleich schweren Belastungsträger bereit, die jedoch in verschiedener Ausdehnung den Druck auf die Zellen ausübten. Den Druck ließ ich dadurch einwirken, daß ich durch Ziehen an einem Faden, der von einem Paar der Glasröhrchen ausging, und der

über eine ca. 20 cm über dem Belastungskörper angebrachte Rolle führte, die Belastung schnell oder langsam auflegen oder wegnehmen, sie in verschiedenen Intervallen heben und aus verschiedenen Höhen fallen lassen konnte. Zu den Versuchen mit den ca. 2 cm langen Internodialzellen von *Chara* benutzte ich erstens einen Belastungskörper von 160 Gramm, dessen Gewicht sich über eine Strecke von 2 cm ausbreitete, also beim Auflegen auf die Zellen fast von Nodium zu Nodium reichte, und zweitens einen solchen, der einen Druck ausübte, der sich unmittelbar über 0,4 cm, also nur über den fünften Teil der Zelle ausbreitete. Ich ließ diese beiden annähernd gleichen Gewichte mit gleichem Stoß, indem ich sie aus gleicher Höhe fallen ließ, auf die Zellen einwirken, und fand dabei, daß sowohl der über die ganze Zelle verteilte Druck, wie der, nur auf einen Teil der Zellen wirkende, Stillstand verursachten.

Es läßt sich also nach diesen erwähnten Tatsachen erkennen, daß jeder Druck und Stoß, sobald er nur mit genügender Intensität auf die Zellen wirkt, von einem Erfolg begleitet ist. Für das Zustandekommen eines Strömungstillstandes ist es durchaus erforderlich, daß sein Anlaß in einer durch Stoß bedingten Deformation besteht. Es sei hier noch eine Ergänzung zugefügt: Nicht etwa nur die Komprimierung einer Zelle ruft Stillstand hervor, sondern die Sistierung tritt auch bei plötzlicher Aufhebung der Deformation ein. Hörmann hat dies folgendermaßen ausgedrückt:[1]) Die Reizwirkung kann auf die rasche Überführung eines kreisförmigen Querschnitts einer Zelle in den ellipsoiden und umgekehrt zurückgeführt werden. Erzielt wurde dieser Erfolg dadurch, daß ein Gewicht plötzlich auf eine Zelle fiel und dann einige Zeit ruhig auf ihr liegen gelassen wurde. Hierbei wich die mehrere Sekunden bis einige Minuten andauernde Strömungssistierung der bald zur ursprünglichen Geschwindigkeit sich entwickelnden Rotationsbewegung. Wurde nach ca. 10 Minuten der dauernd auf der Zelle lasten gebliebene Druck hinweggenommen, so bewirkte die rasche Aufhebung dieses Druckes einen Strömungsstillstand. Weiter ergab sich aus meinen Versuchen, daß eine temporäre Strömungsistierung nur dann eintrat, wenn die Zellen bis zu einem gewissen Grade durch Stoß mit einem Holzstäbchen oder durch einen flächenhaft wirkenden Druck deformiert worden waren. Auch beim Längsstreichen mit dem Pinsel oder dem Kork kam die Sistierung nur dann zustande, wenn unter sichtbarer Komprimierung auf die Zellen gedrückt worden war. Nach dem Schlagen mit einem Gelatinestäbchen, wodurch niemals infolge der ausweichenden Schmiegsamkeit der Gelatine eine ansehnliche Zellendeformation stattfinden konnte, blieb ja auch jede Reaktion stets aus. Daß tatsächlich nur die bei einem Stoß entstehende Deformation eine Änderung der Strömungsgeschwindigkeit veranlaßte, fand ich bei Hörmann angegeben.[2])

---

[1]) l. c. p. 41.
[2]) l. c. p. 40.

„Rasch ausgeführte Druckschwankungen bis zu 2 Atm.“ hatten keine wahrnehmbare Wirkung auf die Strömung zur Folge. Er hatte diese Druckschwankungen dadurch erhalten, daß er die „Zellen in ein flach gezogenes, gänzlich mit Wasser gefülltes Glasrohr brachte, das mit einem starken, genügend langen und mit Quecksilber gefüllten Gummischlauch verbunden war, der rasch gehoben oder gesenkt werden konnte“.

Die durch einen Druck hervorgerufenen Sistierungserscheinungen lassen sich bei den Characeen nur so erklären, daß allgemein jeder Druck, sobald er stoßend die Zellen genügend deformiert, imstande ist, diese Erfolge zu veranlassen. So hatte bereits Dutrochet[1]) festgestellt, daß heftige Erschütterungen, veranlaßt durch Aufschlagen des die Charen enthaltenden Versuchsbassins, keinen Einfluß auf die Strömung ausübten. Erst dann sah er eine sichtbare Wirkung lebhafter Stöße auf die Plasmabewegung eintreten, wenn ein Zurückdrängen (un refoulement) der Teilchen hervorgebracht worden war, wobei dieses Zurückdrängen zugleich eine Zusammenpressung (une compression) verursacht haben mußte.

Weiterhin konnte ich aus den mitgeteilten Ergebnissen schließen, daß in den Characeen-Zellen nicht solche Einwirkungen einen Anstoß zu einer Reaktion darstellten, durch die bestimmte Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoß oder Zug hinreichender Intensität getroffen wurden.[2]) Das Verhalten der Characeen-Zellen dem Gelatinestab gegenüber schien darauf hinzuweisen, daß sie ebenso wie die Ranken für einen Kontaktreiz, dessen Definition ich eben mit den Pfefferschen Worten gegeben habe, empfindlich waren. Eine Ranke kann nämlich ebenso wie die Charazelle kräftig mit 5—14 %iger Gelatine gerieben oder geschlagen werden, ohne daß dabei eine Reizung erzielt wird.[3]) Das Ausbleiben jeglichen sichtbaren Erfolges beim Stoßen, Bestreichen der Characeen-Zelle mit einem Pinsel, einem Korkstäbchen, mit jedem beliebigen rauhen Gegenstand zwang mich jedoch, diese Organismen als nicht für einen Berührungsreiz empfindlich anzusprechen.[4])

Da weiter der Typus der Stoßreizbarkeit, wie ihn *Mimosa* vertritt, dadurch charakterisiert wird, daß durch jeden beliebigen Stoß, selbst durch einen solchen, der durch einen Gelatinestab oder Wasserstrahl hervorgerufen wird, durch jede beliebige Erschütterung bei genügender Intensität Reizungen veranlaßt werden,[5]) so konnte ich die reaktionsauslösende Wirkung eines

---

[1]) l. c. p. 33.

[2]) Pfeffer: Zur Kenntnis der Kontaktreize. (Untersuchungen aus dem Institut zu Tübingen. I. 1885. S. 499.)

[3]) Pfeffer, l. c. p. 486.

[4]) Hörmann, l. c. p. 40.

[5]) Pfeffer, l. c. p. 486.

Stoßes mit einem Holzstäbchen oder mit einer Nadel nicht auf die Stoßempfindlichkeit dieser Zellen zurückführen. Da aber das Schlagen mit dem Gelatinestäbchen, ebenso wie alle bloßen Erschütterungen keinen Erfolg auslösten, durfte ich nicht schließen, daß die Characeen zu jenen Typen zu rechnen seien, die sich exakt dem Schema stoßreizbarer Pflanzen einfügten.

Es stellen eben nicht spezielle Modi der drückenden und stoßenden Kräfte einen Anstoß zur Reaktion dar, sondern der generelle Druck und Stoß, der eine Deformation der Zellen veranlaßt, löst den Stillstandserfolg aus.

## 2. Über die Intensität der Reaktionsanlässe.

Daß also die Zellen beim Stoß eine erhebliche Deformation erfahren, hatte ich beobachtet, und ich suchte zunächst die maximale Deformation, d. h. jene Grenze der Deformationsgröße, bei deren Überschreitung die Zellen tödlich komprimiert wurden, annähernd festzustellen.

Zu diesem Zwecke legte ich einen Charensproß, an seinen Enden mit einer 25 %igen Mastixlösung angeheftet, gerade ausgestreckt in dem Versuchsbassin fest. Zum Druck benutzte ich wiederum die Objektträger, die an den beiden Schmalseiten mit Bleigewichten, die zur Vermeidung einer giftigen Wirkung dicht mit Siegellack überzogen waren, belastet wurden. Die Belastung bestand aus zwei Bleistücken von je 180 Gramm, auf diese konnte ich mittelst kleiner Stifte weitere Gewichte auflegen, so daß ich die Zellen bequem durch 360 Gramm, 630 Gramm und 900 Gramm niederdrücken konnte. Bei den Versuchen, die maximale Deformation zu beobachten, gab ich die Belastung sehr vorsichtig und langsam zu, denn auf diese Weise konnte ich annähernd die zu einer bestimmten Kraft gehörige Deformationswirkung bestimmen.

Mit Hilfe des Okularmikrometers, das ich vorher für die verwendete Vergrößerung geeicht hatte, maß ich zunächst bei mittlerer Einstellung den Durchmesser einer unbelasteten Zelle. Bei der sodann erfolgten Belastung dieser eben gemessenen Zelle wurde der ursprünglich kreisförmige Querschnitt derselben in einen ellipsoiden umgewandelt, wobei ich die Größe des senkrecht zur Belastung laufenden Radius, der jetzt zur großen Halbachse a der Ellipse geworden war, ablesen konnte. Berücksichtigte ich die bei dieser Deformation der Zellen entstandene geringe Dehnung der Zellmembran ebensowenig wie den Umstand, daß die Kontaktflächen an den direkt gedrückten Stellen plan geworden waren, so konnte ich annähernd die Größe der kleinen Halbachse b ausrechnen. In meinen Versuchen bezeichnete ich die Verkürzung des parallel zur einwirkenden Kraft stehenden Durchmessers unter Bildung der Achse 2 b als Deformation D, und zwar setzte ich diese Größe, in Prozenten ausgedrückt, ins Verhältnis zu 2 b.

Versuch I. Eine entrindete Internodialzelle von *Chara fragilis* (Durchmesser 0,55 mm) wurde hintereinander mit drei verschiedenen Gewichten belastet, die direkt auf den vierten Teil der Zellenlänge einwirkten. Die dadurch komprimierte Stelle wurde beobachtet und folgendes festgestellt und ausgerechnet:

| Belastung | Verkürzung des parallel zum Druck stehenden Durchmessers | Deformation D |
|---|---|---|
| 360 g | 0,106 mm | 21 % |
| 630 g | 0,132 mm | 26 % |
| 900 g | 0,168 mm | 37 % (tot) |

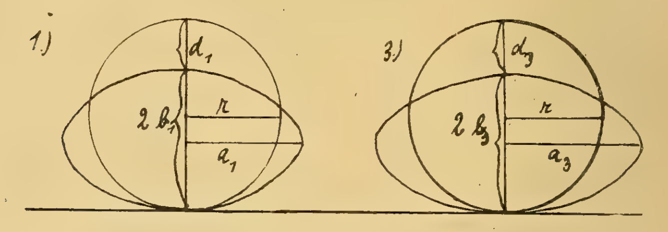


Fig. I.
Querschnitt durch die komprimierte Stelle der zu Versuch I benutzten Zelle von *Chara fragilis*. (50 fach vergrößert.)
1) Belastung 360 gr. 3) Belastung 900 gr.

Versuch II. Eine Internodialzelle von *Chara stelligera* (Durchmesser 0,463 mm) wurde unter den eben geschilderten gleichen Verhältnissen beobachtet und folgendes festgestellt:

| Belastung | Verkürzung des parallel zum Druck stehenden Durchmessers | Deformation D |
|---|---|---|
| 360 g | 0,077 mm | 17 % |
| 630 g | 0,107 mm | 21 % |
| 900 g | 0,125 mm | 27 % (tot) |

Diese beiden Versuchsreihen ließen erkennen, daß eine Zelle von *Chara fragilis* durch einen bestimmten Druck mehr komprimiert wird, als es unter Anwendung einer gleichen Kraft bei einer Zelle von *Chara stelligera* der Fall ist. 360 Gramm z. B. deformierten erstere um ca. 21 %, letztere nur um 17 %. Es schien demnach, als ob der einer bestimmten, einwirkenden Kraft entgegengesetzte Widerstand, welcher auf dem Turgordruck und der Elastizität der Zellmembran beruhte, in einer Internodialzelle von *Chara stelligera* größer ist als der, den eine entrindete Internodialzelle von *Chara fragilis* zu leisten vermag. Aus den oben angegebenen

Beispielen ging weiter hervor, daß der Tod in einer *Chara stelligera*-Zelle schon dann eintritt, wenn sie um den vierten Teil ihres ursprünglichen Durchmessers komprimiert wird, während die widerstandsfähigere *Chara fragilis*-Zelle eine Deformation um 30 bis 34 % vertragen kann.

Mit Hilfe einer anderen Versuchsanordnung konnte ich bequemer und direkt die bei einem Druck stattfindende Deformation messen. Folgende Skizze und eine kurze Beschreibung soll darüber Auskunft geben:

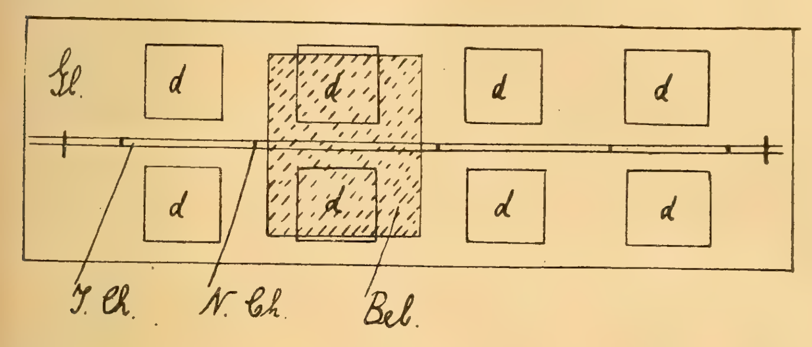



Fig.. II.

*Gl.:* Glasplatte. *d.:* Deckgläschen. *J. Ch.:* Charainternodium.
*N. Ch.:* Charanodium. *Bel.:* Belastungskörper.

Auf eine Glasplatte Gl., die genau in mein Versuchsbassin hineinpaßte, klebte ich gleiche Deckgläschen, deren Stärke vorher ganz genau mit einem Dickenmesser bestimmt worden war, in der hier angegebenen Anordnung auf. Die zwischen Glasplatte Gl. und den Deckgläschen d sich befindende Klebschicht bestand in der 25 %igen Äther-Mastixlösung, und zwar war die Schicht so dünn, daß ich sie bei Angabe der Dicke der aufgeklebten Gläschen nicht in Rechnung zu ziehen brauchte. Auf diese Weise stellte ich mir Glasplatten her mit ca. 0,5, 0,4, 0,3 und 0,18 mm dicken Deckgläschen.

Bei den Versuchen klebte ich auf die Mitte der Glasplatte zwischen den parallelen Reihen der Gläschen mit Mastix einen gut ausgestreckten Charensproß, von dem ich die Seitenäste und Blätter entfernt hatte. Zum Druck benutzte ich den bereits öfters angewendeten und beschriebenen Belastungskörper (Bel.) mit verschiedenen Gewichten. Die Belastung wurde stets so über eine Internodialzelle gelegt, daß sie, dieselbe niederdrückend, auf zwei sich gegenüber befindliche Deckgläschen von geringerer Dicke als der Durchmesser der Zelle zu liegen kam. Die Gläschen verrichteten die Funktion von Stützen. Ruhte der Belastungskörper ganz fest auf den Stützen, so betrug die Deformationsgröße gleichviel wie die mir bekannte Dicke der Stützgläschen. Auf diese Weise konnte ich also direkt die bei einem Druck stattfindende Deformation ablesen. Mit Hilfe dieser Versuchsanordnung

konnte aber noch ein anderer Zweck erzielt werden: Die Anwendung von Stützgläschen, deren Dicke eine Deformation der Zelle über 25—30 %, also eine Überschreitung der maximalen Deformation nicht zuließen, vermochte bei zugegebener Belastung den Tod der Zelle zu verhindern. Es gelang auf diesem Wege die Characeen mit verschieden großem Energieaufwand und intermittierend zu stoßen, ohne daß dabei die Zellen durch eine zu weitgehende Deformation getötet wurden.

Nach der Bestimmung der maximalen Deformationsmöglichkeit lag die Frage nach der Größe jener Deformation, die erreicht werden mußte, damit durch dieselbe eine Reaktion sichtbar gemacht wurde, sehr nah. Aber es war mir nicht möglich, diese minimale Deformationsgröße exakt festzustellen, da die Zellen, selbst solche gleichen Alters, ein und derselben Kultur einen äußerst verschiedenen Grad von Reaktionsfähigkeit zeigten. Ein großer Teil reagierte mit Stillstand schon nach einem sehr leichten, leisen Druck oder Stoß, bei anderen konnte erst eine bedeutend stärkere Kraft eine Sistierung verursachen. Auch Ewart[1]) versuchte die Frage nach der geringsten Größe des zu einem Reaktionsanlaß werdenden Stoßes, der in unserm Falle mit der minimalen Deformation gleichbedeutend ist, zu lösen. Zu diesem Zwecke ließ er u. a. Kugeln von verschiedenen bekannten Gewichten aus gleichen Höhen durch Glasröhrchen hindurchgleiten, so, daß der Energiegehalt direkt der Masse proportional war. (The force of impact being then direct proportional to the mass.) Auf diese Weise hätte er die minimale Kraft, die zu einer Stromsistierung unbedingt nötig ist, zahlenmäßig feststellen können. Aber er gibt keinerlei Zahlen an, die die Größe des minimalen Energieaufwandes, der einen vollständigen Stillstand hervorruft (the magnitude of the minimal impact to cause a complete stoppage), illustrieren. Die Größe der Deformation, die gerade die Reizschwelle überschreitet, hat keinen konstanten Wert. Bei seinen Versuchen kam er vielmehr zu dem Resultat, daß außer von den individuellen Eigenschaften das Zustandekommen der Strömungsistierung noch von der Temperatur, vom Alter, der Strömungsgeschwindigkeit, von der vorherigen Behandlung und von der Zeit, während der die deformierend wirkende Kraft auf die Zellen einwirkt, abhängt.

### 3. Über das Verhältnis des Druckes zu der Reaktion.

Daß die Kompression einer Characeen-Zelle einen zu einer Strömungsistierung notwendigen Anlaß darstellt, ist in den vorhergegangenen Kapiteln erläutert worden. Es soll jetzt weiter gezeigt werden, wie Anlaß und Reaktion in einem verschiedenen Verhältnis stehen können, je nach den verschiedenen Bedingungen, denen die Zellen ausgesetzt sind.

---

[1]) Ewart, On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants. Oxford 1903. p. 73.

Die Temperatur, das Alter und die Größe einer Zelle erwiesen sich als bestimmend für die Ergebnisse der Druckversuche. Unter ungleichen Bedingungen reagierten die Zellen auf gleichen Druck sehr ungleich. So beobachtete ich, daß Zellen, die in Wasser von 17—19° C lagen, bei einer bestimmten Kompression mit Stillstand reagierten; waren sie jedoch einer tieferen Temperatur ausgesetzt, so wurde bei dem gleichen Einfluß kein Erfolg erreicht. An Herbst- und Wintertagen, während der die Zimmertemperatur niedriger war als gewöhnlich, zeigten sich die Zellen viel weniger reizbar; ich mußte stets größere Kräfte anwenden, damit ich Strömungshemmung verursachen konnte. Die gleiche Beobachtung machte auch Ewart.[1])

Gleich zu Beginn meiner Arbeit habe ich darauf hingewiesen, daß ich meine Beobachtungen zum größten Teil an jüngeren Internodialzellen ausführte. Es genügte bei ihnen ein Stoß geringerer Intensität als der, den ich bei älteren Zellen anwenden mußte, um einen Effekt hervorzurufen. Außerdem war der Stillstand in ihnen von längerer Dauer als in den älteren Internodien.

Daß in diesem Falle das Alter maßgebend war, nicht etwa die verschiedene Größe der jungen und der ausgewachsenen Zellen, fand ich dadurch bestätigt, daß des öfteren alte ausgewachsene Internodien zur Verfügung standen, die von gleicher Länge und Ausdehnung waren wie die jungen. Diese verschieden alten Zellen reagierten ganz verschieden, d. h. die älteren — wenn ihnen überhaupt noch die Fähigkeit eigen war, einen Stoß mit Stillstand zu beantworten, denn diese Fähigkeit verliert sich sehr oft mit dem Alter — mußten zur Erzielung einer sichtbaren Reaktion bedeutend stärker komprimiert werden als die jüngeren.

Auch in Zellen verschiedener Art wurden durch gleiche Drucke ungleiche Erfolge erzielt. Beispiele hierfür lieferten die vergleichenden Versuche an Rindenzellen und an den dazu gehörigen Internodialzellen. Ich mußte stets einen außerordentlich starken Druck anwenden, um in den Berindungszellen die Strömung zum Stillstand zu bringen. Sehr oft blieb in ihnen, in den unmittelbar belasteten, die Bewegung lebhaft, während sie in der darunter liegenden Stengelinternodialzelle längst ausgeschaltet war. Ich legte mir sofort die Frage vor, ob diese Erscheinung vielleicht in der Kleinheit der Rindenzellen ihren Grund haben könnte. Um dies festzustellen, operierte ich zum Vergleich mit den kleinen Zellen der *Tradescantia*-Staubfäden und der Blatthaare von *Cucurbita Pepo* sowie mit den Blattzellen von *Elodea* und *Vallisneria*. Die in ihnen vorhandene Strömung konnte ich niemals durch einen Druck oder Stoß hemmen, obgleich Ewart angibt, daß z. B. in *Vallisneria*-Zellen die Strömung sehr leicht durch lokal wirkende mechanische Reize vorübergehend ausgeschaltet werden könne. Zu Vergleichsversuchen zog ich weiter die in ihrer Größe den Rindenzellen ähnelnden unberindeten Blattspitzenzellen von *Chara fragilis* heran. Sie beantworteten

[1]) l. c. p. 40.

nun trotz ihrer geringen Größe einen schwachen Stoß annähernd gleicher Intensität wie der, der gerade in der Stengelinternodialzelle von Erfolg begleitet gewesen war, mit Stillstand. Meine Versuche mit den Rindenzellen zeigten, daß erst ein absolut größerer Druck oder Stoß, als er in den Internodialzellen nötig war, in jenen Zellen eine Strömungshemmung hervorrief. Ich stellte also fest, daß gleiche Druckeinwirkungen in den Rindenzellen einen anderen Erfolg bedingten als in den Stengelinternodialzellen und unberindeten Blattspitzenzellen.

Meine Versuche hatten — wie bereits erwähnt — darauf hingewiesen, daß der nach einer Druckeinwirkung entstehende Strömungsstillstand als Anlaß stets eine durch einen Stoß hervorgerufene Deformation aufweist. Nicht die bloße Deformation allein bewirkt das Zustandekommen einer Bewegungsistierung, sondern erst die Verknüpfung von Stoß und Deformation löst diese Reaktion aus. In der gleichen Richtung, jene Beobachtung ergänzend, verliefen nun die Versuche, die anzeigten, daß ein langsam auf die Zellen einwirkender Druck einen anderen Erfolg erzielte, als ein plötzlich auftreffender. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen charakterisierte Ewart[1]) mit folgenden Worten: „The more suddenly the force is applied, the more powerful is its action." Ich beobachtete, daß ein ganz vorsichtig und allmählich auf die Zelle einwirkender Belastungskörper meistens keine Strömungsistierung, im Gegensatz zu einem plötzlich auftreffenden, fallen gelassenen Gewicht, veranlaßte. Hörmann[2]) drückte die gleiche Wahrnehmung so aus: „Wurde die Druckschwankung tunlichst allmählich in Szene gesetzt, so blieb dieser Reizerfolg in der Regel aus."

Es besteht kein Zweifel, daß tatsächlich ein plötzlich auftreffender Druck wirksamer ist als derjenige, der allmählich zugegeben wird. Allerdings hatte ich es bei den vorläufigen Versuchen nicht mit Einwirkung gleicher Kräfte zu tun, denn durch das mit großer Geschwindigkeit vor sich gehende Fallenlassen des Gewichtes war dessen Kraft gesteigert worden. Das Zustandekommen des Strömungsstillstandes konnte ich deshalb nicht nur als eine Folge der äußerst kurzen Zeit, während der die deformierende Kraft einwirkte, ansehen, denn neben dem bestimmt unentbehrlichen Faktor „kurze Einwirkungszeit" hätte die durch die vergrößerte Kraft bedingte größere Deformation mitbestimmend wirken können.

Ewart[3]) nun operierte mit gleichen Kräften, indem er verschiedene Gewichte die Zellen verschieden schnell treffen ließ und somit Gewichte mit dem „same momentum on impact" zu erhalten bestrebt war. Er kam dabei zu der Überzeugung, daß die hierbei verschieden ausfallenden Erfolge auf die verschiedene Plötzlichkeit, mit der die gleichen Stöße auf die Zellen einwirkten, zurückgeführt werden müßten. Es geht hieraus ganz

---

[1]) l. c. p. 73.
[2]) l. c. p. 39.
[3]) l. c. p. 73.

deutlich hervor, daß Ewart, „the time during which the compressing force acts" für das Ausschlaggebende hält. Ganz einwandfrei erscheint mir seine Beweisführung nicht zu sein, denn er gibt nicht an, ob das schwerere Gewicht in gleicher Ausdehnung wie das leichte die Zellen traf. Wir wissen nicht, ob wir uns beide z. B. als Kugeln mit gleichem Durchmesser nur aus verschieden schwerem Stoff vorstellen sollen, oder ob wir uns etwa Metall- oder Glasstücke gleicher Dicke und Länge denken sollen, wo das schwerere nur breiter ist als das leichtere. Ersteres z. B. ein Drittel, letzteres vielleicht nur ein Neuntel der Zellenlänge deformiert. Ein Körper, der nur einen kleinen Teil der Zelle trifft, findet nun verhältnismäßig viel weniger Widerstand als ein gleich schwerer aber breiterer, der, um die Zelle deformieren zu können, den Widerstand eines größeren Teiles der durch Turgor gespannten Zelle zu überwinden hat. Durch meine Untersuchungen fand ich nun bestätigt, daß der Druck, der sich über das ganze Internodium erstreckte, viel seltener einen Stillstand hervorrief, als wenn der gleiche Druck nur einen kleinen Teil der Zelle deformierte. Die Deformationsgröße im ersten Fall war geringer als die letztere. Stellte ein Druck, der sich über einen Bruchteil der Zellenlänge ausdehnte, gerade einen minimalen Anlaß dar, so blieb der gleiche Druck, sobald er sich über die ganze Zellenlänge ausbreitete, ein subminimaler; er überschritt die Reizschwelle noch nicht. Die Versuchsanordnung, so wie sie Ewart schildert, kann also noch nicht beweisen, daß der leichtere Körper nur deshalb einen größeren Effekt hervorruft, weil er mit größerer Geschwindigkeit als der schwerere auf die Zelle auftrifft; es hätte noch einer Angabe über die Größenausdehnung des das gleiche „momentum on impact" besitzenden Körpers bedurft, ehe er die hemmende Wirkung eines Druckes von der Zeit seiner Einwirkung abhängig, angesprochen hätte.

Um diese Lücke auszufüllen, operierte ich in folgender Weise: Ich drückte Characeen-Zellen (in allen Versuchen wurde der Stoß von den zur Vermeidung zu heftiger Deformation ausgewählten Stützdeckgläschen aufgefangen) mit einem Gewicht derartig, daß ich dasselbe aus nicht allzu großer Höhe plötzlich auffallen ließ. Es stellte sich hiernach in fast allen Fällen Strömungsistierung ein; das Gewicht wirkte nicht auslösend, sobald ich es vorsichtig und langsam auf die Zellen auftreffen ließ.

1. Auf eine berindete *Chara*-Zelle von 0,65 mm Durchmesser (Deckgläschen 0,5 mm dick) wirkte ein langsam und vorsichtig über das ganze Internodium sich erstreckender Druck von 125 Gramm. Ich beobachtete eine Deformation, aber keinen Stillstand. Ließ ich das gleiche Gewicht plötzlich aus einer Höhe von 1 cm fallen, so reagierte das Versuchsobjekt jetzt mit einer Stromsistierung.
2. Genau das gleiche Ergebnis wurde bei Anwendung eines Gewichtes von 125 Gramm, das nur auf den fünften Teil der Zelle deformierend wirkte, erhalten.

Den eingetretenen Strömungsstillstand mußte ich mir als Folge der durch den plötzlichen Stoß erzielten Deformation denken; denn bei dem langsam aufgelegten gleichen Gewicht war ja auch eine Deformation hervorgerufen worden, nur daß dabei kein plötzlicher Stoß mitgewirkt hatte. Allerdings muß ich erwähnen, daß 125 Gramm die Zellen nicht soweit komprimierten, daß der Belastungskörper fest auf dem Stützgläschen lag. Es hätte bei dieser Versuchsanordnung die beim plötzlichen Stoß entstandene Deformation größer sein können, als die durch den allmählichen Druck hervorgerufene. Um deshalb eine sichere Entscheidung in dieser Frage fällen zu können, arbeitete ich jetzt mit Kräften, die in gleicher Ausdehnung die Zellen trafen und die vor allen Dingen bei langsamer wie bei plötzlicher Zugabe gleiche Deformation erzeugten. Folgender Versuch soll das Resultat dieser Versuchsanordnung erläutern. Auf eine Internodialzelle ließ ich vorsichtig und langsam 630 Gramm wirken und gab dabei acht, daß das Gewicht fest auf die Deckgläschen zu ruhen kam. Ich beobachtete nun, daß diese langsame Einwirkung des Druckes keine Strömungsistierung hervorrief. Das plötzlich zugegebene gleiche Gewicht jedoch bei der ganz gleichen nur bedeutend schneller entstehenden Deformation der Zelle verursachte einen Strömungsstillstand. Es scheint also eindeutig erwiesen zu sein, daß die Plötzlichkeit der Einwirkung von großer Bedeutung für das Zustandekommen der Strömungshemmung ist.

Daß allmählich vor sich gehende Einwirkungen von geringerer Wirksamkeit sind, nur selten die Strömung zum Stillstand bringen, trat nicht nur bei Einflüssen zutage, die durch Druck und Stoß ausgeübt wurden. Ganz die gleiche Erscheinung fand sich, wenn Zellen allmählich, durch stufenweises Ansteigen einer Zuckerlösungskonzentration z. B. in eine 5 %ige Lösung gebracht wurden; ein plötzliches Verbringen in dieselbe bewirkte sofort Strömungshemmung.[1]) Ebenso vermochte eine allmähliche Temperaturänderung keine Strömungsistierung zu bewirken.[2]) (Nach den Beobachtungen Hörmanns[3]) soll allerdings auch die rasche Erwärmung keinen Strömungsstillstand verursachen.)

Die Hemmungen der Protoplasmaströmung sind also meistens nur durch den plötzlichen Wechsel der Verhältnisse bedingt. Die Erklärung dieser Erscheinung liegt vielleicht in folgender Annahme: Dem Zellorganismus ist eine qualitativ außerordentlich große, aber was die Zeit anbetrifft, beschränkte Anpassungsfähigkeit eigen.[4]) Hiermit wenigstens läßt sich erklären, daß der plötzliche Stoß Strömungsstillstand veranlassen kann, während der allmähliche Druck keinen derartigen Erfolg hervorzubringen vermag.

---

[1]) Hörmann, l. c. p. 50.

[2]) Klemm, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 28. 1895. S. 68.

[3]) l. c. p. 45.

[4]) Klemm, l. c. S. 68.

So wie in der Sinnespflanze für gewöhnlich ein einziger überschwelliger Stoß die volle Amplitude der Bewegung auslöst, so brachte bei den Characeen-Zellen in den meisten Fällen jede wirksame Erschütterung einen Erfolg hervor, der in der vollen Reaktionsgröße bestand. Unter der vollen Reaktionsgröße möchte ich den Strömungsstillstand verstanden wissen, dem eine ganz bestimmte Dauer eigen war, die, obgleich sie sich mit dem Alter der Zelle, mit der Temperatur, der Strömungsgeschwindigkeit, mit den vorausgegangenen Eingriffen und mit der individuellen Eigenart der Zelle änderte, doch für jede Art der Characeen-Zellen annähernd konstant war. Daß tatsächlich die Dauer der Strömungsistierung mit der Spezies der Characeen-Zellen eng verknüpft ist, soll durch folgendes belegt werden. Es machte sich der Artunterschied einer *Chara stelligera* und einer *Chara fragilis* einerseits, und einer *Nitella opaca* andererseits auch dadurch geltend, daß die nach gleichen Drucken eintretende Strömungsstillstandsdauer eine ganz verschiedene war. Sie betrug z. B. bei der *Chara* für gewöhnlich mehrere Sekunden bis eine Minute, bei der *Nitella* kehrte die Bewegung meistens erst nach mehreren Minuten, ja oft erst nach ein bis zwei Stunden wieder. Es war dabei ziemlich gleichgültig, ob die Sistierung durch einen äußerst heftig wirkenden Druck oder durch einen schwachen Stoß veranlaßt worden war; die Reaktionsdauer war stets annähernd die gleiche.

I. Berindete *Chara fragilis* wurde gedrückt:

a) leise gedrückt, es trat momentan Stillstand ein, der ca. 45 Sekunden dauerte,

b) stark gedrückt, es trat momentan Stillstand ein, der ca. 48 Sekunden dauerte.

II. *Chara stelligera* wurde gedrückt:

a) stark gedrückt, es trat Stillstand ein, der ca. 40 Sekunden dauerte,

b) leise gedrückt, es trat Stillstand ein, der ca. 40 Sekunden dauerte.

III. Entrindete *Chara fragilis*-Internodien wurden gedrückt:

$a_1$) 100 g plötzlich zugegeben, bewirkten Stillstand, der ca. 20 Sekunden dauerte,

$b_1$) 280 g plötzlich zugegeben, bewirkten Stillstand, der ca. 25 Sekunden dauerte,

$a_2$) 100 g plötzlich zugegeben, bewirkten Stillstand, der ca. 20 Sekunden dauerte,

$b_2$) 360 g plötzlich zugegeben, bewirkten Stillstand, der ca. 20 Sekunden dauerte,

$a_3$) 100 g plötzlich zugegeben, bewirkten Stillstand, der ca. 25 Sekunden dauerte,

$b_3$) 630 g plötzlich zugegeben, bewirkten Stillstand, der ca. 25 Sekunden dauerte.

Aus diesen Versuchen mußte ich schließen, daß in den *Characeen*-Zellen Anlaß und Erfolg, d. h. Druckgröße und Sistierungsdauer nicht quantitativ abstufbar waren, daß der sichtbare Erfolg innerhalb gewisser Grenzen bei wachsender Ursache nicht merklich anzusteigen vermochte.[1])

Diese Ergebnisse stehen in einem gewissen Gegensatz zu den Beobachtungen Ewarts, der angibt, daß die Dauer des Strömungsstillstandes sich jeweils mit der Größe des einwirkenden Reizes ändere; nach einem starken Stoß soll bis zur Wiederkehr der Strömung eine längere Zeit gebraucht werden, als es nach einem schwachen Druck der Fall ist.

Nur ganz kurz möchte ich noch darauf eingehen, wie sich die Dauer der Strömungsistierung bei gleichen Characeen-Spezies unter dem Einfluß verschiedener Temperaturen oder verschieden starker Inanspruchnahme ändert. Ich beobachtete, daß bei gleichen Druckeinwirkungen die Sistierungsdauer bei größerer Temperatur eine bedeutend geringere war, als bei niederen Wärmegraden.

Beispiel: Eine entrindete Zelle wurde gedrückt; das sie umgebende Wasser zeigte eine Temperatur von 18° C; der eintretende Stillstand hielt 56 Sekunden an. Nachdem wieder normale Strömung eingetreten war, wurde das Wasser allmählich bis auf 28° gebracht, in dieser konstant bleibenden Temperatur wurde die Zelle einige Zeit ruhig gelassen; darauf wurde mit dem gleichen Druck wie vorher ein Stillstand erzeugt, der diesmal jedoch nur 26 Sekunden dauerte.

Es verkürzte sich auch die Zeit des Strömungsstillstandes, wenn in ein und derselben Zelle schon durch Druckeinwirkungen Sistierungen veranlaßt worden waren.[2])

Selbst dann unterschied sich der Erfolg, der nur durch einen Stoß veranlaßt worden war, in seiner Quantität nicht von dem Effekt, der durch eine Summation unterschwelliger Anstöße erzielt wurde. Ich gehe jetzt auf die Tatsache der Summation unterschwelliger, subminimaler Druckeinwirkungen ein. Ich suchte die Gesamtwirkung einer Reihe von Stößen äußerst geringer Intensität festzustellen; es handelte sich dabei um Einwirkungen, die, einzeln zur Anwendung gebracht, keinen Erfolg veranlaßten. Da nun diese Stöße bei meinen Versuchen mit der Hand ausgeübt wurden, ließ sich schwer kontrollieren, ob sich bei den äußerst empfindlichen Objekten in der Anzahl der hintereinander zugegebenen angeblich subminimalen Drucke nicht ein Stoß befunden hatte, der doch so heftig gewesen war, daß er die Reizschwelle überschritten und dadurch als überschwelliger Anstoß gewirkt hatte. Da ich jedoch im Laufe der Zeit eine ziemliche Sicherheit in der Zugabe von Stößen gleicher Intensität erhielt und da ich sehr viele Versuche anstellte, die stets dafür sprachen,

---

[1]) Pringsheim, Reizbeweg. d. Pfl. S. 308.
[2]) Ewart, l. c. p. 74.

daß eine Summation unterschwelliger Anstöße stattgefunden haben mußte, durfte ich die Bedenken gegen die Richtigkeit dieser Beobachtung ausschließen.

### 4. Über die Dauer von Druckwirkungen.

Bis jetzt hatte ich nur kurz erwähnt, daß die Empfindlichkeit der Zellen durch vorausgegangene Einwirkungen herabgesetzt werden konnte. Diese Beobachtung war jedoch von großer Bedeutung, da sie das Problem des Nachwirkens eines über die sichtbare Reaktionsdauer hinausreichenden Einflusses, sowie das der Gewöhnung, der Akkomodation an fortdauernde Einflüsse aufrollte.

So wendete ich meine Aufmerksamkeit zunächst den Nachwirkungen solcher Stoßeinwirkungen zu, deren Erfolge äußerlich bereits überwunden schienen, d. h. ich untersuchte das Verhalten der Zellen bei neu zugefügten Stößen, die kurz nach einer wiederbegonnenen Strömung das Plasma trafen.

| Zeit | Druckart | kein Stillstand | Stillstand | |
|---|---|---|---|---|
| 12⁵′ 00″ | leicht gedrückt | — | Stillstand | bald wiederkehrende Strömung |
| 12⁶′ 00″ | ,, ,, | kein | — | ,, ,, |
| 12⁹′ 00″ | ,, ,, | — | Stillstand | ,, ,, |
| 12¹⁴′ 00″ | ,, ,, | — | ,, | ,, |
| 3⁵′ 00″ | gedrückt | — | ,, | ,, ,, |
| 3⁷′ 00″ | ,, | — | ,, | ,, ,, |
| 3⁸′ 20″ | ,, | — | ,, | ,, ,, |
| 3⁹′ 15″ | ,, | kein | — | — |
| 3¹⁵′ 00″ | ,, | — | Stillstand | bald wiederkehrende Strömung |
| 3¹⁸′ 00″ | ,, | kein | — | — |
| 3²⁵′ 00″ | ,, | — | Stillstand | bald wiederkehrende Strömung |

Diese Versuche ergeben, daß, war nach einer durch bestimmten Druck hervorgerufenen Strömungsistierung die Plasmabewegung wiedergekommen, stets einige Zeit vergehen mußte, ehe durch ganz gleiche Einwirkungen trotz herrschender normaler Strömung ein neuer Stillstand erzielt werden konnte. Damit in Anspruch genommene Zellen auf Einwirkungen, die einem ursprünglich reaktionsauslösenden Anstoß gleichgeblieben sind, erneut mit einem sichtbaren Effekt antworten können, bedürfen sie einer Ruhezeit von mehreren Minuten. Die Größe dieser zwischen den einzelnen Drucken sich einschiebenden Zeit hängt von der Indi-

vidualität der Zellen und von der Zahl der vorausgegangenen Einwirkungen ab. Nach häufigen Stößen wuchs die benötigte Ruhe oft bis zu 30 Minuten an. Auch die Stärke der Einwirkungen übte einen verlängernden Einfluß auf die Dauer der Erholungszeit aus. Da also eine Druckwirkung noch einige Minuten nach bereits wiedergekehrter Strömung nachklang, so mußte stets, sollte die reine, von vorhergegangener Behandlung möglichst unbeeinflußte Wirkung eines neuen Einflusses exakt festgestellt werden, erst eine Zeit nach einer stattgehabten Einwirkung verstrichen sein, ehe zur erneuten Einwirkung geschritten werden durfte. Dieser Tatbestand war von größter Bedeutung für die Genauigkeit aller meiner Resultate, den ich im Laufe der Untersuchungen niemals aus den Augen ließ.

Es gelang mir des öfteren, auch dann einen Strömungsstillstand zu verursachen, wenn nach vorausgegangenen Druckeinwirkungen bis zur erneuten Beeinflussung eine kürzere Zeit als die eigentlich benötigte Ruhezeit vergangen war. Zwischen dem Sistierungsanlaß und dem Strömungsstillstand schob sich aber bei diesen Versuchen eine Latenzzeit von 5—8 Sekunden ein. Für gewöhnlich aber beantworten die Characeen-Zellen einen genügend intensiven Druck mit einer sofortigen Strömungsistierung in der ganzen Zelle. Aber auch Hörmann[1]) und Ewart[2]) hatten Latenzzeiten beobachtet, deren Dauer ersterer als zwischen Bruchteilen einer Sekunde bis oft mehr als 10 Sekunden anhaltend beschreibt; während Ewart angibt, daß sie besonders dann auftraten, wenn gerade die Reizschwelle überschreitende Reize auf langsame Strömungen einwirkten.

In sehr vielen Fällen konnte ich vor dem Ablauf der bekannten Ruhepause durch erneute Druckeinwirkungen einen sofort eintretenden Strömungsstillstand erzielen, wenn der neue Anlaß stärker war als der vorausgegangene.

Alle die in diesem Kapitel bis jetzt erwähnten Resultate waren das Ergebnis von Druckeinwirkungen, die, vorausgegangenen folgend, jedoch erst wieder nach eingetretener lebhafter Strömung stattgefunden hatten. Jetzt möchte ich angeben, wie sich die Zellen solchen Stößen gegenüber verhielten, die während der Sistierungsdauer einwirkten.

Versuch: 100 Gramm, plötzlich auffallend, bewirkten in Zellen von *Chara stelligera* Stillstand; die Strömung kehrte nach 20 Sekunden wieder. 10 Minuten später ließ ich die 100 Gramm ebenso einwirken und noch während des stattfindenden Stillstandes ließ ich oft hintereinander die 100 Gramm genau so fallen, aber trotzdem begann die Rotation nach ca. 25 Sekunden. Ich fand hierbei ähnliche Resultate wie bei *Mimosa* vor. Induktionsschläge, auf die sich im Reizzustand befindliche Sinnespflanze

---

[1]) l. c. p. 39.
[2]) l. c. p. 73.

hinderten nicht die Rückkehr der Blätter in die Ruhelage.[1]) Ebenso wurde auch das Wiederbeginnen der Strömung durch während des Stillstandes auftreffende Stöße nicht gehindert.

Wie verhielt sich die Protoplasmaströmung intermittierenden Stößen gegenüber? Durch gleichmäßiges Heben- und Fallenlassen des Belastungskörpers wirkten in sekundenweisen oder in noch kürzeren Zeitintervallen gleiche, überschwellige Stöße $^1/_2$—2 Minuten andauernd auf die Zellen ein. Zunächst trat stets eine Sistierung ein, diese wich nach 30—40 Sekunden der wiederkehrenden Strömung, die trotz anhaltender Druckeinwirkungen lebhaft anhielt. Das Protoplasma schien sich an diese Verhältnisse so gewöhnt zu haben, daß es die ursprünglichen Sistierungsanlässe nicht mehr als solche empfinden konnte.

Gleichzeitig muß an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, daß kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied zwischen der eben erwähnten Akkomodation besteht und jener Beobachtung, die zeigte, daß infolge häufiger Inanspruchnahme der Zellen durch Druckschwankungen eine Verkürzung der an und für sich konstanten Sistierungsdauer eintrat.

Auch bei den Versuchen mit intermittierend zugegebenen Drucken beobachtete ich, daß Stöße von größerer Intensität, als jene, an die sich die Zelle akkomodiert hatte, während der Intermittation zugegeben, eine Sistierung veranlassen konnten. Der notwendige Druckzuwachs war dabei von der Größe der vorhergegangenen Stöße abhängig; je stärker derjenige Anlaß gewesen war, der die Akkomodation bewirkt hatte, desto größer mußte auch die Anlaßverstärkung sein, die einen Stillstandseffekt verursachen konnte. Vielleicht, daß hier das Webersche Gesetz in Anwendung gebracht werden konnte. Es gelang mir jedoch nicht, zahlenmäßig festzustellen, ob der schon bestehende Druck um dasselbe Multiplum, also bei vorhandener stärkerer Druckeinwirkung um einen viel größeren Wert gesteigert werden mußte, um als Zuwachs merklich zu werden.[2])

Ließ ich an einem bestimmten Druck akkomodierte Zellen einige Zeit ruhig liegen, so konnten sie nach ca. 1 Stunde wieder auf diese bestimmte Einwirkung mit Sistierung reagieren.

## 5. Die Leitung der Druckwirkungen.

Bei allen bisher geschilderten Versuchen hatte ich stets eine Fortpflanzung der Strömungsistierung beobachten können, und auf diese Erscheinung soll jetzt näher eingegangen werden: Es harrte dabei die Frage nach der Leitung der Druckwirkung innerhalb einer Zelle, wie der von Zelle zu Zelle einer Lösung.

Es ist allgemein bekannt, daß sich Druckwirkungen meistens in einem fast gleichzeitig innerhalb der ganzen Zelle eintretenden Strömungsstillstand kenntlich machten. Oder wurde die Zell-

---

[1]) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1913. S. 687.
[2]) Pfeffer, Reizbarkeit der Pflanzen. S. 25.

wand einer strömenden Zelle durchstoßen, so hörte für gewöhnlich sofort die Rotationsströmung auf; das Plasma quoll zuerst sehr schnell, dann allmählich langsamer werdend an der verletzten Stelle heraus. Einige Male allerdings konnte ich an durchschnittenen Internodien sehen, daß trotz des langsam aus der Zelle herausquellenden Plasmas noch deutliche und lebhafte Protoplasmaströmung herrschte. Es wurde dadurch der Eindruck erweckt, als ob das Plasma durch die Rotation aus der Zelle getrieben austräte; doch ist dies nur als Ausnahmeerscheinung anzusehen.[1]

Da nun der Sistierungsanlaß beim lokalen Druck nur einen Teil des Zellplasmas direkt trifft, der Stillstand aber in der ganzen Zelle sofort sich einstellte, zog ich den Schluß, daß sich innerhalb einer Zelle sowohl die Erregung wie die Reaktion äußerst schnell und gleichmäßig fortgepflanzt haben mußte.

Jede genügend intensive, schnell vor sich gehende Kompression der Zellen, gleichviel, ob sie direkt auf die Spitze, die Mitte oder die Basis der Zellen wirkte, vermochte eine Sistierung der Strömung zu veranlassen, die innerhalb der ganzen Zelle gleichzeitig an allen Stellen eintrat. Ich konnte niemals beobachten, daß sich der Stillstand innerhalb einer Zelle nach einer Richtung schneller fortgepflanzt hätte als nach der anderen, oder daß er etwa nur nach der Spitze oder nur nach der Basis der Zelle geleitet worden wäre. Innerhalb der Zellen, die nicht zu oft durch Druckeinwirkungen in Anspruch genommen worden waren, war die Leitung eine ganz gleichmäßige. In Zellen, die häufigen Stoßeinwirkungen ausgesetzt waren, zeigte sich oft nur an der unmittelbar gedrückten Stelle oder nur in geringer Entfernung von derselben ein Strömungsstillstand, während in der übrigen Zelle die Rotation zunächst ungehindert, höchstens allmählich verlangsamt verlief.

Da Dutrochet[2]) gezeigt hatte, wie der einheitliche Strom einer Internodialzelle, ohne daß tödliche Schädigungen bewirkt wurden, in mehrere kleine, in sich geschlossene Rotationsströme zerlegt werden konnte, versuchte ich festzustellen, ob sich ein Strömungsstillstand von einem Strom zu dem anderen fortzupflanzen vermochte. Zunächst bestätigte ich die von Dutrochet erzielten Erfolge, indem ich abgerindete *Chara fragilis*-Zellen mit einem dünnen Faden oder mit einem Haar einschnürte. War die Einschnürung nicht zu heftig gewesen, so bildete sich nach dem Lösen der Schlinge aus dem geteilten Strom wieder der einheitliche Strom aus. In den Zellen jedoch, in denen die Einschnürung ein Zusammenballen des Plasmas an der unmittelbar komprimierten Stelle bewirkt hatte, bildete sich eine dauernde Stromteilung mit stundenlang anhaltender, normaler, lebhafter Bewegung aus. Ganz die gleiche Erscheinung trat selbst dann zutage, wenn ein Achtel bis ein Zehntel der Zellen-

---

[1]) S. auch Jakob, Studien über Protoplasmaströmung. [Dissertation.] Jena. 1913.

[2]) l. c.

länge komprimiert wurde. Des öfteren sah ich sogar Zellen, in denen nur noch eine Hälfte einen lebhaften Rotationsstrom zeigte, während die andere Hälfte durch Kompression so desorganisiert worden war, daß sich in ihr keine Strömung wieder einstellen konnte. Ähnliche Beobachtungen machte auch Jakob an Protoplasmaströmung zeigenden Pflanzenhaaren. Er schreibt: „Die Protoplasmaströmung einer Zelle kann sehr wohl zum Teil sistiert werden, während der andere Teil noch Strömung zeigt." Oder: „Es ergab sich, daß auch Wiedereintritt der Bewegung in nur einem Teil der Zelle erfolgen kann."[1])

Ich suchte nun zu beobachten, ob eine Fortpflanzung eines in einer Zellhälfte eingetretenen Strömungsstillstandes nach der anderen Hälfte verhanden wäre. Nachdem ein selbständiger durch Teilung entstandener Rotationsstrom durch einen Druck oder Stoß zur Ruhe gebracht worden war, konnte ich niemals wahrnehmen, daß sich diese Sistierung bis in die andere, rotierende Protoplasmabewegung aufweisende Zellenhälfte fortgepflanzt hatte. Das an der eingeschnürten Stelle zu einem Pfropfen zusammengeballte Plasma schien den Übertritt der Erregung, in die das Plasma des gereizten Zellteiles gesetzt worden war, zu verhindern. Anschließend an die Beobachtungen über die Unfähigkeit einer Zelle mit zwei selbständigen Strombahnen einen Strömungsstillstand von einer Stromhälfte zur anderen fortzupflanzen, untersuchte ich die Leitung, wie sie von Zelle zu Zelle verläuft.

Hörmann behauptet[2]), die abschließende, elastische Querwand einer Zelle sei kein unüberwindliches Hindernis für die Fortleitung des mechanischen Reizes. Diese Ansicht mußte ich auch bestätigen. Es darf aber der Satz: Die Strömung kommt auch in den Zellen, die an eine durch Druck zur Sistierung gebrachte Zelle angrenzen, regelmäßig fast gleichzeitig wie die direkt gereizte zum Stillstand, nicht verallgemeinert werden. Ich konnte jene Beobachtung nicht bestätigen, da ich nicht im Besitze der *Nitella syncarpa*, mit der Hörmann arbeitete, war. Jedoch weder bei *Nitella opaca* noch bei *Chara stelligera* konnte ich eine Regelmäßigkeit in dieser Hinsicht wahrnehmen. Von meinem Versuchsmaterial verhielten sich für diese Fortpflanzungsversuche die Zellen von *Nitella opaca* am günstigsten, weshalb ich zunächst die an diesen Individuen gewonnenen Resultate angeben möchte. Es gelang mir, in älteren Stengelinternodien durch Druck oder Stoß in den direkt getroffenen Zellen einen Strömungsstillstand zu veranlassen. Fast niemals aber verbreitete sich die Sistierung nach den benachbarten Zellen. Durchschnitt ich ein älteres Stengelinternodium, so trat alsbald sowohl in dem nach der Spitze wie nach der Basis des Sprosses zu gelegenen Stengelinternodium eine Stromsistierung ein. Eine viel ausgedehntere Leitung fand sich in den jungen Internodien von *Nitella opaca*. Wurde z. B. das drittjüngste Stengelinternodium gedrückt, so wurde schon durch

[1]) Jakob, l. c. S. 21 und 37.
[2]) l. c. p. 42.

diese Einwirkung in allen nach der Spitze zu gelegenen Stengelinternodialzellen sowie in allen Blattzellen die Strömung zur Ruhe gebracht. Sowohl Abschneiden wie bloßes Stoßen des vierten Internodiums verursachte fast regelmäßig in sämtlichen Organen der drei darüber liegenden Quirle, wie in den basalwärts gelegenen einen kurzen Stillstand. Das Alter der Zellen übte, wie die Versuche zeigten, einen bedeutenden Einfluß auf die Fortpflanzung der Reaktion aus. In älteren Stengelinternodien pflanzte sich ein durch bloßen Druck hervorgerufener Stillstand niemals nach den Blattzellen fort, nach Durchschneiden höchstens nach den benachbarten Stengelinternodialzellen. Je jünger die Zellen sind, desto leichter und allgemeiner findet auch die Leitung nach anderen Zellen statt. Zu den Untersuchungen über die Fortpflanzungsfähigkeit der Druckerfolge verwendete ich deshalb am liebsten junge Internodialzellen. Um ältere Zellen, die ja auch eine Sistierung fortzupflanzen vermögen, benutzen zu können, suchte ich durch Temperaturerhöhungen in ihnen die Fähigkeit, Druckerfolge zu leiten, zu steigern. Kretzschmar[1]) gibt an, daß die Fortpflanzung eines auf *Vallisneria*- und *Elodea*-Blätter ausgeübten Reizes durch die Temperatur sehr beeinflußt wurde. Es stellte sich aber heraus, daß die Characeen-Zellen nicht jenes Verhalten zeigten, wie die von Kretzschmar untersuchten Objekte. Ich fand, daß mäßige Temperaturänderungen fast ohne Einfluß auf die Leitung der Sistierung in den Armleuchtergewächsen blieben. Zellen, die in Wasser von 17° C lagen, verhielten sich fast ganz genau wie die im Wasser von 29° C ruhenden, d. h. in beiden wurde ein Druckeffekt entweder gleichweit geleitet, oder er blieb auf die direkt gereizte Zelle beschränkt.

Wie oben bereits erwähnt, hängt die Fortpflanzung einer Reaktion auch von der Stärke des Reaktionsanlasses ab. So genügte bei Zellen von *Chara fragilis* und *Chara stelligera* selten ein bloßer Druck oder Stoß, um in den Zellen, die dieser gedrückten Zelle angrenzten, die Strömung zu sistieren. Nach dem Durchschneiden oder Abdrücken einer Internodialzelle jedoch beobachtete ich sehr oft auch in den nicht unmittelbar verletzten einen Stillstand der Bewegung.

Auch die äußerst langen Zellen von *Chara stelligera* erwiesen sich ziemlich unfähig, einen durch Druck veranlaßten Strömungsstillstand auf angrenzende Zellen überzuleiten. Eine Leitung nach einer benachbarten Zelle fand auch dann nicht statt, wenn ich auf ein Stengelinternodium nahe an dem Nodium, das zu dem spitzenwärts gelegenen Internodium führte, einen Stoß ausübte. Schnürte ich das zweitjüngste 3 cm lange Stengelinternodium einer *Chara stelligera* in $^1/_2$ cm Entfernung von dem spitzenwärts gelegenen Nodium ein, ohne die Zelle zu töten, so trat nach dieser Operation in der $^1/_2$ cm langen Zellhälfte bald ein lebhafter selb-

---

[1]) Kretzschmar, Über Entstehung und Ausbreitung von Protoplasmaströmung infolge von Wundreiz. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 39. 1903. S. 286.

ständiger, stundenlang anhaltender Rotationsstrom ein. Diesen konnte ich durch Stoß und Druck zum Stillstand bringen, ohne daß in dem benachbarten jüngsten Stengelinternodium wie in der anderen Zellhälfte Strömungsistierung veranlaßt wurde.

Es weisen alle Versuche darauf hin, daß die Zellen der verschiedenen Charen-Spezies die Druckwirkungen ganz verschieden fortpflanzen.

Noch andere Versuche zeigten, daß die Größe des Eingriffes von großer Bedeutung für die Weiterleitung des Erfolges war. Schnitt ich z. B. ein Blatt ab, so war dieser Eingriff selten heftig genug, um in anderen Zellen eine Stromsistierung zu veranlassen. Es gelang mir jedoch in den meisten Fällen, nach dem gleichzeitigen Abschneiden zweier Blätter in den Stengelinternodialzellen die Strömung zu sistieren. Beim Abschneiden dieser beiden Blätter entstand sowohl in dem unterhalb wie in dem oberhalb des Quirles gelegenen Stengelinternodium ein Strömungsstillstand.

Die Blätter der Charen-Zellen setzten sich zumeist aus 4—5 berindeten Blattinternodial- und den dazwischenliegenden Nodialzellen zusammen; die oberste Blattzelle war stets unberindet. Wurde nun eine basale Blattinternodialzelle abgedrückt, so blieb auch in den drei spitzenwärts gelegenen Blattnodial- wie Blattinternodialzellen die Strömung für einige Zeit aus. Diese Objekte eigneten sich auch insofern recht gut, als sich beobachten ließ, inwieweit eine Leitung auch nach den Nodialzellen und Rindenzellen stattfand. So sah ich fast stets, daß ein von einer gedrückten Internodialzelle nach der benachbarten Internodialzelle geleiteter Strömungsstillstand auch die Plasmabewegung der dazwischenliegenden Nodialzellen mit ergriff. Des öfteren, wenn auch seltener, konnte ich die gleiche Beobachtung an Stengelinternodial- wie Stengelnodialzellen machen. Die „Blätter" der *Nitella opaca* bestanden zumeist aus einer basalen Blattinternodialzelle, den darüberliegenden Blattnodialzellen, von denen sich gleichzeitig zwei Spitzenzellen abzweigten. Drückte ich oder schnitt ich die basale Blattinternodialzelle ab, so trat sofort in den Nodialzellen und in den beiden Spitzenzellen Strömungsstillstand ein, während sich in den benachbarten Blättern des Quirles keine sichtbare Beeinflussung der Strömung bemerkbar machte. Der direkt auf eine Blattspitzenzelle ausgeübte Druck pflanzte sich sehr oft nur nach der basalwärts gelegenen Blattinternodialzelle fort, während sich in der benachbarten Spitzenzelle ununterbrochene Strömung nachweisen ließ. Es scheint demnach die Fortpflanzung des Strömungsstillstandes leichter in vertikaler Richtung zu erfolgen als in transversaler.

Nun will ich noch etwas näher auf die Leitung eingehen, wie sie von Internodialzellen nach den Rindenzellen und von Rindenzellen nach Rindenzellen bei *Chara fragilis* verläuft. War in mehreren Blattinternodialzellen infolge der Fortpflanzung einer Strömungsistierung Stillstand der Bewegung eingetreten, so

hatten trotzdem die Internodien umkleidenden Rindenzellen ununterbrochen ihre anfängliche lebhafte Strömung beibehalten. Auch dann, wenn eine unberindete Blattspitzenzelle von *Chara fragilis* abgeschnitten worden war, und wenn dieser Anlaß in den Internodialzellen des Blattes einen Strömungsstillstand bewirkt hatte, so waren trotzdem die Rindenzellen noch strömend zu sehen. Ebensowenig griff ein Strömungsstillstand auf die Stengelrindenzellen über, wenn, nachdem dieses Stengelinternodium zur Hälfte entrindet worden war, die bloßgelegte Stelle gedrückt wurde und in der Internodialzelle eine Sistierung eingetreten war.

Eine Leitung der Sistierung von einer direkt gedrückten Rindenzelle nach benachbarten Rindenzellen dagegen war sehr wohl zu beobachten. Ich sah, daß sich nach einem Eingriff die dadurch bedingte Reaktion kaum oder gar nicht in transversaler Richtung fortzupflanzen vermochte. Auch Kretzschmars[1]) Untersuchungen hatten ergeben, daß der Reiz nach verschiedenen Richtungen mit verschiedener Geschwindigkeit geleitet wurde, daß er sich basipetal schneller als spitzenwärts fortpflanzte: in transversaler Richtung dagegen erfuhr die Reizleitungsgeschwindigkeit eine Verlangsamung. In den Characeen-Zellen trat also eine ähnliche Erscheinung zutage, nur daß in ihnen die Strömungsistierung in basi- und akropetaler Richtung gleichmäßig weit geleitet wurde; jedoch trat der Stillstand in einer geringeren Anzahl von Zellen ein, wenn er einen transversalwärts gerichteten Weg einschlug, als wenn er in vertikaler Richtung verlief.

Ewart sah in der Fortpflanzung der Strömungsistierung nach angrenzenden Zellen eine rein physikalische Erscheinung; die Ergebnisse meiner Versuche scheinen mir für diese Erklärungsweise zu sprechen. Ganz anderer Meinung ist Hörmann, der die Fortpflanzung des Stillstandes auf das Vorhandensein einer plasmatischen Reizleitung zurückführt. Da die Plasmodesmen (obwohl für die Characeen-Zellen niemals als vorhanden nachgewiesen) häufig zur Erklärung der Reizleitungsvorgänge herangezogen werden[2]), so liegt schließlich jene Ansicht nicht fern, die unter Zuhilfenahme der Plasmodesmentheorie die Ausschaltung der Stillstandsfortpflanzung in Zellen mit mehreren künstlich hergestellten in sich geschlossenen Rotationsströmen zu erklären versucht: Durch die bei der Einschnürung entstandene Desorganisation des Plasmas hatte vielleicht eine Unterbrechung der plasmatischen, leitenden Verbindungsbahnen stattgefunden, so daß die Stillstandsfortpflanzung eben wegen des fehlenden leitenden Faktors unterbleiben mußte. Nach Ewarts Ansicht darf die Überleitung des Strömungsstillstandes schon deshalb nicht auf die vermittelnd wirkenden Plasmaverbindungen zurückgeführt werden, da eine auf diese Weise zustande gekommene Fortpflanzung nur äußerst langsam vor sich gehen würde, während die Beobachtungen lehren, daß die Strömungsistierung sehr schnell geleitet wird.

[1]) l. c., p. 294 und 95.
[2]) Němeč, Die Reizleitung. Jena 1901.

# Teil II.

## Die Wirkungen osmotischer Eingriffe auf die Protoplasmaströmung und der Einfluß des Äthers.

### 1. Über die Einwirkungsart neutraler Alkalisalze, Zucker und Alkohol.

Die Bemerkung Ewarts[1]) „the sudden removal of the osmotic pressure on one side of the partition wall operates as a sufficient mechanical disturbance" gab den Ausschlag, daß ich trotz der schon so häufig angestellten Versuche über den Einfluß osmotischer Wirkungen auf die Protoplasmaströmung nochmals dieser Frage meine Aufmerksamkeit zulenkte. Die meisten auf diesem Gebiet bisher gemachten Beobachtungen suchten die Beziehungen zwischen eintretender Plasmolyse und dem Verhalten der Protoplasmaströmung festzustellen. Wir finden bei Hofmeister[2]) bereits erwähnt, daß schwach plasmolysierende Zuckerlösungen ein Abheben des Plasmas von der Zellmembran bedingen und die Rotationsbewegung während der stattfindenden Zusammenziehung des Plasmas sistieren, daß die Strömung nach vollendeter Plasmolyse bald wieder einsetzt. Eine ganz allmählich vor sich gehende Kontraktion des Plasmas rief wohl Plasmolyse, jedoch keine Strömungsistierung nach seiner Angabe hervor.

Auch Nägeli[3]) widmete einige Zeilen dem Kapitel „Verhalten der Protoplasmaströmung in plasmolysierten Zellen". Nach Einwirkung schwacher Zuckerlösung sah auch er eine Abhebung des Plasmas und ein Langsamerwerden der Strömung, und schließlich nahm er auch Strömungsistierung wahr. Hielt die Plasmolyse lange an, so beobachtete er des öfteren eine Teilung des Umlaufs des strömenden Plasmas in zwei bis drei Rotationsströme, während deren Bildung die Bewegung ohne Unterbrechung anhielt, jedoch meistens langsamer wurde und bei lang andauernder Plasmolyse schließlich zum Stillstand kam.

Pfeffer[4]) berichtet, daß er in *Trianea*-Wurzelhaarzellen, nachdem sie durch eine 5 %ige Kaliumnitratlösung plasmolysiert worden war, eine ungestörte fortdauernde Bewegung des strömenden Plasmas erkennen konnte. Auch dann beobachtete ich diesen gleichen Erfolg, wenn ich stufenweise hintereinander eine 0,5, 1, 1,5, 2 usw. bis 5 %ige Kaliumnitratlösung auf ein und dasselbe Objekt einwirken ließ. Eine öfters eintretende Verlangsamung der Strömung hatte ihren Grund in der Beschädigung, die häufig die so behandelten Zellen erlitten. Sehr oft stellte sich in den *Trianea*-Wurzelhaaren, die in allmählich ansteigende 5 %ige Kaliumnitratlösung gebracht wurden, der Tod ein, der sich aber

[1]) l. c. p. 75.
[2]) Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle. S. 52 ff.
[3]) Nägeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft 2. 1869.
[4]) Pfeffer, „Über Aufnahme und Abgabe ungelöster Körper". (Abhandlung der mathematisch-physikalischen Klasse der Kgl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaft.) Bd. 16. S. 165.

nicht plötzlich bemerkbar machte, sondern der sich zunächst in einer Verminderung der Strömungsgeschwindigkeit und dann erst in einem dauernd anhaltenden Strömungsstillstand kenntlich machte.

Es kann also die Protoplasmaströmung in plasmolysierten Zellen, ohne Unterbrechungen zu erfahren, fortdauern. Wiederum aber kann auch eine plötzlich eintretende Plasmolyse einen transitorischen Strömungsstillstand veranlassen, in anderen Fällen kann sie die Strömung sogar erst verursachen oder beschleunigen.[1] Hauptfleisch[2]) und Keller[3]) geben z. B. an, daß das relativ ruhende Plasma der *Elodea*- und *Vallisneria*-Blattzellen durch starke Wasserverdunstung, durch eine 1—2 %ige Kaliumnitratlösung, jedenfalls durch Änderungen des osmotischen Druckes in lebhafte Bewegung gebracht werden kann.

Auch solche Lösungen, die noch keine Plasmolyse hervorrufen, veranlassen in normaler Weise durch den plötzlichen Übergang der Zellen in eine verdünntere oder konzentriertere Lösung Störungen der Bewegungstätigkeit.[4]) Schwache Natriumchlorid- und Ammoniaklösungen verursachen Strömungsstillstand.[5]) In Nitellen-Zellen, die in eine 5 %ige Rohrzuckerlösung gebracht wurden, also in eine Konzentration, die zu schwach ist, um Plasmolyse hervorzurufen, konnte Hörmann[6]) sehr häufig nach einer Latenzzeit von mehreren Sekunden einen ruckartig eintretenden Stillstand der Strömung wahrnehmen, der allerdings bald wieder der beginnenden Bewegung wich.

Zunächst suchte ich festzustellen, wie sich die Protoplasmaströmung der Characeen bei Einwirkungen neutraler osmotischer Lösungen in Konzentrationen, die zu schwach waren, um Plasmolyse hervorzurufen, verhielt. Ich stellte mir Natriumchlorid-, Kaliumchlorid-, Kalzium-, Kaliumnitrat- und Rohrzuckerlösungen her, und zwar gebe ich die Konzentrationen nicht in Prozenten, sondern in molekularen Verhältnissen an. Die Lösungen wurden in mit Glasstopfen verschlossenen Flaschen aufbewahrt und erst 24 Stunden nach der Herstellung in Anwendung gebracht. Dadurch hatten sie den gleichen Konzentrationsgehalt behalten und waren von der gleichen Temperatur wie das Wasser, in dem die zu untersuchenden Sprosse sich fanden.

Um irgend eine beim Medienwechsel zustande kommende Druck- oder Stoßeinwirkung zu verhindern, goß ich das Wasser des Bassins stets durch vorsichtiges Kippen ab und ließ dann die Salzlösung aus einer Pipette zufließen. Wurde hierbei eine

---

[1]) Pfeffer, Physiologie. 2. Aufl. Bd. II. S. 815.

[2]) Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Plasmas in behäuteten Zellen. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 24. 1899. S. 214.)

[3]) Keller, Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. [Inaugural-Dissertation] Zürich 1890.

[4]) Pfeffer, Physiologie. S. 815.

[5]) Kretzschmar, S. 290.

[6]) Hörmann, S. 48.

Strömungsistierung beobachtet, so konnte nicht Druck oder Stoß die Ursache gewesen sein, sondern die Lösung selbst mußte als Anlaß gewirkt haben. Bestärkt wurde ich in dieser Annahme dadurch, daß ein auf die gleiche Weise vorgenommener Wasserwechsel auf die Strömung keinen sichtbaren Einfluß ausübt.

Brachte ich die Characeen-Zellen in der geschilderten Art und Weise von reinem Wasser in eine 1n NaCl-Lösung gleicher Temperatur, so wurden sie fast unmittelbar abgetötet; desgleichen wirkte eine 1/3 nNaCl-Lösung ebenfalls sehr schnell tödlich, was sich durch die allgemeine Desorganisation des Plasmas, durch stellenweises Abheben des geschrumpften Protoplasmas, durch das Ausbleiben der wiederkehrenden Strömung kenntlich machte. Nach Anwendung einer 1/6nNaCl-Lösung trat meistens eine 2—3 Minuten lang anhaltende Strömungsistierung ein, die trotz des Liegenlassens des Sprosses in diesem Medium der wiederbeginnenden Bewegung wich. Waren die Zellen jedoch ca. 30 Minuten in dieser Salzlösung verblieben, so beobachtete ich ein allmähliches Langsamerwerden, schließlich den vollständigen Stillstand der Strömung und die bald darnach auftretende Auflösung der festen geregelten Anordnung der Chlorophyllkörner zeigte den Tod dieser Zellen an. 1/10nNaCl-Lösung bewirkte fast stets eine transitorische Strömungsistierung, die bei der *Nitella opaca* mehrere Minuten, oftmals sogar eine Stunde, bei den berindeten Charen-Zellen bereits nach wenigen Minuten trotz des anhaltenden Einflusses der Salzlösung von der wiederbeginnenden Strömung abgelöst wurde. 1/25nNaCl-Lösungen wirkten fast stets sistierend auf die Protoplasmaströmung, 1/50nNaCl-Lösungen riefen nur in solchen Zellen, die von Natur aus langsamer strömten, sowie in jungen, jedoch bereits ausgewachsenen Internodialzellen transitorischen Strömungsstillstand hervor. Eine 1/100nNaCl-Lösung konnte selbst bei zeitlich ausgedehnter Einwirkung in keinerlei Zellen der verschiedenen Charen-Spezies den strömenden Zustand der Zellen in einen transitorisch ruhenden umwandeln. Es ergab sich also, kurz zusammengefaßt, daß die Characeen-Zellen durch 1n bis 1/5nNaCl-Lösungen sehr schnell abgetötet werden; daß Lösungen, deren Konzentrationen zwischen 1/6n bis 1/25n sich bewegen, die Strömung transitorisch zu sistieren vermögen. Langsam sich bewegendes Protoplasma, sowie das junger Zellen vermag noch den Einfluß, den eine zwischen 1/25n bis 1/50n schwankende NaCl-Lösung ausübt, mit einem Strömungsstillstand zu beantworten; eine 1/100nNaCl-Lösung stellt für fast alle Zellen einen unterschwelligen Reiz dar.

Weitere Versuche mit einer 1/100n$KNO_3$-Lösung, mit einer 1/100nKCL-Lösung zeigten, daß diese schwachen Konzentrationen imstande waren, die Protoplasmaströmung der Characeen zu sistieren. Ich glaube annehmen zu können, daß diese in Anwendung gebrachten Salzlösungen auf diese Pflanzenzellen nicht plasmolytisch zu wirken vermochten. Experimentell konnte ich es ja an den Characeen-Zellen nicht nachweisen, denn das Plasma derselben erwies sich als unfähig, sich nach der Einwirkung einer

osmotischen Lösung, deren Konzentration eine höhere ist, als die des Zellsaftes, zu kontrahieren. Für die *Trianea*-Wurzelhaarzellen fand ich, daß erst eine 1/4n$KNO_3$-Lösung (ca. 1,7 %) Plasmolyse eintreten läßt. Nun darf wohl angenommen werden, daß den Charen-Zellen kein bedeutend niedrigerer osmotischer Druck eigen ist, als den *Trianea*-Wurzelhaarzellen. Selbst dann, wenn das Charen-Plasma kontraktionsfähig wäre, würden also weder 1/100n noch 1/10n$KNO_3$-Lösungen Plasmolyse bedingen. Die nach Einwirkung jener erwähnten neutralen Salzlösungskonzentrationen veranlaßte Strömungsistierung kann nach meinem Dafürhalten nicht als eine solche Reaktion angesprochen werden, deren Anlaß durch ein Agens gebildet wird, das einen höheren osmotischen Druck als der Zellsaft hat.

Es scheinen demnach die Characeen für osmotische Lösungen sehr empfindlich zu sein, was ich von den *Trianea*-Wurzelhaarzellen sowie von den *Vallisneria*-Zellen nicht sagen konnte. Die Strömung hielt vielmehr während und nach der Einwirkung jener verdünnten Lösung ungehindert an; ebensowenig wurde das ursprünglich ruhende Plasma durch stark verdünnte Lösungen zur Rotation veranlaßt. Es ging jedenfalls aus meinen Versuchen hervor, daß die durch osmotische Lösungen verursachte Sistierung der Protoplasmaströmung der Characeen nicht etwa von den mechanischen und physikalischen Effekten, die durch das Zusammenziehen plasmolysierter Zellen bedingt werden, abhängig war.

Ich suchte nun die Art der Einwirkung jener Lösungen festzustellen. Zunächst suchte ich eine Erklärung derselben in der Annahme, daß die Characeen auf selbst äußerst geringe Schwankungen, bedingt durch Veränderung des osmotischen Druckes, zu reagieren vermochten. Ich mußte deshalb zunächst feststellen, ob sich tatsächlich die durch diese neutrale Salzlösungen verursachten Wirkungen auf eine Sensibilität zurückführen ließen, die sich mit der z. B. bei Bakterien und gewissen Pflanzenorganen beobachteten Erscheinung des Osmotropismus vergleichen ließe. In diesem Falle mußten die Wirkungen der Salzlösungen unabhängig von der chemischen Zusammensetzung sein; die Wirkungen derselben nur einzig von den Konzentrationen abhängen.[1]) Isosmotische Lösungen dieser neutralen Salze mußten dann die gleiche Reaktion hervorrufen. Wie aber bereits angegeben, veranlaßten 1/100n$KNO_3$- und 1/100nKCl-Lösungen Protoplasmaströmungsistierung; dagegen vermochte eine 1/100nNaCl-Lösung niemals diesen Erfolg zu erzielen. Nach der Einwirkung einer mit 1/100n$KNO_3$-Lösung isosmotischen $CaCl_2$-Lösung (isotonischer Koeffizient für $KNO_3 = 3$; für $CaCl_2 = 4$)[2]) trat kein Strömungsstillstand ein. Obwohl also die isosmotischen Lösungen die gleichen Änderungen des Wassergehalts des Protoplasmas bewirkten, brachten sie doch nicht die gleichen Effekte zustande. Ich nahm deshalb an, daß der Einfluß, den stark verdünnte, neutrale Salz-

[1]) Jost, Vorlesung über Pflanzenphysiologie. 1913. S. 641.
[2]) Pfeffer, Physiologie. S. 129.

lösungen ausübten, nicht einzig und allein auf ihren osmotischen Leistungen beruhte, daß der Strömungsstillstand nicht nur die Veränderung des osmotischen Drucks in der Zelle zum Anlaß hatte. Die Wirkung der Salzlösung, die sich in der Sistierung der Strömung kenntlich macht, scheint mir vielmehr aus mehreren Komponenten zusammengesetzt zu sein.

Die Ergebnisse meiner Versuche führten mich zu dem Schluß, in der durch die erwähnten Lösungen hervorgerufenen transitorischen Sistierung der Plasmabewegung einen Erfolg zu sehen, der jedenfalls mit durch die spezifischen Wirkungen der Lösungen bedingt war. Ich stützte mich hierbei auf Untersuchungen von Klebs[1]), True[2]), Janse[3]), Rysselberghe[4]), Traube-Mengarini[5]), Overton[6]) und noch einiger anderer mehr. Es geht aus deren Arbeiten hervor, daß $KNO_3$ und NaCl in plasmolytisch wirkenden Konzentrationen nicht nur wasserentziehend wirken. True z. B. bemerkt ausdrücklich, „daß die oben genannten Salzlösungen nicht des veränderten Druckes wegen schaden, sondern wahrscheinlich ihrer spezifischen Wirkung halber“. Ich neige darum der Ansicht zu, den strömungsistierenden Einfluß der angewendeten Salzlösungen nicht nur den entstehenden Druckschwankungen, sondern in gewissem Maße auch den spezifischen Wirkungen dieser Lösungen zuzuschreiben. Dabei lasse ich nicht den Anteil, den die Turgorschwankungen an dem Zustandekommen der nach Einwirkungen neutraler Salzlösungen entstandenen Strömungsistierung haben, außer acht.

Insbesondere die Frage nach dem Grunde, warum eine 1/100n-NaCl-Lösung im Gegensatz zu der 1/100$KNO_3$-Lösung nicht imstande ist, eine Protoplasmaströmungsistierung zu veranlassen, kann durch die Annahme von spezifischen Wirkungen jener neutralen Salzlösungen eine Lösung finden. Vor allen Dingen war es die Arbeit von Höber[7]), auf die ich mich stützte und der auf die spezifischen Wirkungen dieser Lösungen näher eingegangen war. Ich fand bei ihm angegeben, wie durch die Wirkungen verschiedener neutraler Salze der Alkalien in gesetzmäßiger Weise die Funktionsfähigkeit der verschiedensten Bewegungsorgane abgeändert wird: Die Wirksamkeit der Salze

---

[1]) Klebs, zit. nach Traube-Mengarini und A. Skala. (Biochemische Zeitschrift. Bd. 17. 1909. S. 449.)

[2]) True, zit. nach Traube-Mengarini und A. Skala. (Biochemische Zeitschrift. Bd. 17. 1909. S. 449.)

[3]) Janse, zit. nach Traube-Mengarini und A. Skala. (Biochemische Zeitschrift. Bd. 17. 1909. S. 449.)

[4]) Rysselberghe, Reaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu. Bruxelles 1899.

[5]) Traube-Mengarini und A. Skala, Archivio di physiologia. IV. 1907. p. 605.

[6]) Overton, Über d. allgem. osmot. Eigenschaften d. Zelle. (Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Ges. Zürich. 1899.)

[7]) Höber, Rudolf, Die physikalisch-chemischen Vorgänge bei der Erregung. Sammelreferat. (Zeitschr. f. allgem. Physiologie. Bd. 10. 1909/10. S. 173 ff.)

steigert sich für gewöhnlich von Na ausgehend über Li, Cs und Rb hinweg nach dem K-Salz. Durch die an meinen Characeen ausgeführten Versuche konnte ich diese Beobachtung bestätigen, denn wie schon öfters erwähnt, veranlaßt das K-Salz bei einer niedrigeren Konzentration als das Na-Salz einen Strömungsstillstand, wodurch eben die stärkere Wirksamkeit des Kaliums kundgetan wurde. Diese neutralen Salze scheinen auf das Charen-Plasma mehr durch ihre Kationen als durch ihre Anionen zu wirken, denn der Strömungsstillstand trat nach der Einwirkung einer 1/100n$KNO_3$-Lösung ebenso ein, wie nach der Einwirkung einer 1/100nKCl-Lösung, obwohl nach der Höberschen Tabelle die Wirkung des $NO_3$-Anions verschieden von der des Cl-Anions ist.

Der nach diesen Lösungen eintretende Stillstand darf jedoch auch nicht einzig durch die bloße Eigenwirkung des Metall- und des Säurerestions zustandekommend gedacht werden. Versuche, die dies bewiesen, wurden mit kompensierten Lösungen angestellt. Dieselben bestanden aus einem Gemisch von verschiedenen, neutralen Salzlösungen, die, nach einer Definition Osterhouts,[1]) einzeln auf die Pflanze einwirkend, dieselbe schädigen, deren Giftigkeit jedoch aufgehoben wird, wenn sie in einem ganz bestimmten Verhältnis miteinander gemischt zur Einwirkung gelangen. Osterhout gibt ein Gemisch von NaCl mit KCl, $CaCl_2$ oder $MgCl_2$ an, in dem die spezifischen giftigen Wirkungen der Einzelkomponenten ausgeschaltet sein sollen. Nach diesen Angaben stellte ich mir eine kompensierte Lösung her, indem ich isosmotische 1/10n-Lösungen benutzte, und zwar 1000 ccm NaCl + 22 ccm KCl + 10 ccm $CaCl_2$.

Nun zu den eigentlichen Versuchen selbst: Nachdem ich vorsichtig das einen Charen-Sproß umgebende Wasser des Versuchsbassins abgegossen hatte, gab ich diese kompensierte Lösung zu. Ich beobachtete nun in fast allen Fällen einen in ziemlich allen Internodialzellen eintretenden, jedoch nur äußerst kurz anhaltenden Strömungsstillstand. Da ich annahm, daß die kompensierte Lösung eine wirklich „proper balanced" Lösung gewesen war, in der die spezifischen Wirkungen der Komponenten ausgeschaltet waren, so dachte ich mir den Anlaß der eintretenden Strömungsistierung in der 1/10n-Lösung, also in der durch dieselbe Turgorschwankung begründet liegen. Jene Wahrnehmung, daß die Bewegungsistierung nach der Einwirkung jener kompensierten Lösung weniger lang anhielt, als nach der Einwirkung von den einzeln gebrauchten Komponenten, ließ mich wiederum schließen, daß der durch die erwähnten Salze $KNO_3$, NaCl, $CaCl_2$ bedingte Effekt zum mindesten auf eine Doppelwirkung, auf eine osmotische und spezifische Wirkung zurückgeführt werden mußte.

Ausgedehnte Versuche, welche die Art und Weise dieses spezifischen Eingriffes präzisierend erklären sollten, konnte ich

---

[1]) Osterhout, Bot. Gazette. (Vol. 42. 1906. p. 125; Vol. 44. 1907. p. 239.)

nicht anstellen, da derartige Untersuchungen mich zu weit von den noch zu lösenden Fragen geführt hätten.

Nach den Versuchen mit neutralen Salzlösungen arbeitete ich mit Zuckerlösungen und Äthylalkohol, um auf die Frage nach dem eventuellen Einfluß der Eintrittsgeschwindigkeit näher eingehen zu können. Diese angegebenen Medien treten äußerst verschieden schnell in die Zelle ein; der Alkohol schießt in sie ein, wohingegen das große Rohrzuckermolekül nur sehr langsam einzudringen vermag. Die experimentellen Untersuchungen zeigten, daß äquimolare Lösungen dieser Stoffe durchaus nicht die gleichen Effekte hervorriefen. Eine 5 %ige (= ca. 1,7n) Rohrzuckerlösung verursachte in den meisten Fällen eine momentan eintretende Strömungsistierung des Characeen-Protoplasmas.[1]) Schwacher Alkohol dagegen, selbst in 1n-Lösung, bewirkte gar nicht oder nur nach langem Verweilen der Zellen in ihm einen Stillstand der Bewegung. Sehr genaue Untersuchungen über den Einfluß des Äthylalkohols auf die Protoplasmaströmung stellte Nothmann-Zuckerkandl[2]) an. Sie gibt an, daß 1,55n Äthylalkohol die Strömung in *Nitella* erst dann zum Stillstand bringt, nachdem er eine Stunde lang auf die Zellen eingewirkt hatte. In Vallisneria-Zellen, die annähernd gleichartig auf den Alkohol reagierten wie die Characeen-Zellen, vermochte erst ein 1,72n Alkohol eine momentan eintretende Sistierung hervorzubringen. Die strömungsistierende Wirksamkeit des langsam in die Zelle eindringenden Rohrzuckers scheint größer zu sein als die des schnell einschießenden Alkohols. Es wurde dadurch der Schluß nahe gelegt, die verschiedene Wirkung äquimolarer, also an und für sich gleichartiger osmotischer Verhältnisse bedingender Lösungen als nicht allein von der Konzentration, sondern auch als von der Eintrittsgeschwindigkeit abhängig zu denken. Sie vermochten nicht nur deshalb die Strömung zu sistieren, weil sie auf osmotischem Wege einen Sistierungsanlaß herstellten, sondern weil sie auch in verschiedener Weise in die Zellen eindrangen. Die Ansicht, daß die Wirksamkeit von Stoffen von der Schnelligkeit, mit der dieselben in die Zelle einzudringen vermögen, abhängig ist, fand ich des öfteren vertreten. Massart[3]) z. B. suchte die Wirkungslosigkeit von Glyzerin auf osmotaktische Bakterien zu erklären, indem er sich auf die Beziehungen zwischen Eintrittsgeschwindigkeit und Effekt stützte.

Kurz zusammengefaßt, läßt sich aus den Tatsachen, daß eine 1/100 $KNO_3$-Lösung, eine 1/25nNaCl-Lösung, eine 1/7n Zuckerlösung, ein 1,72n Äthylalkohol momentan die Protoplasmaströmung zum transitorischen Stillstand veranlassen kann, ganz deutlich erkennen, daß alle diese Stoffe nicht allein vermöge ihrer osmotischen Wirksamkeit jenen Erfolg erzielen, sondern daß hierbei spezifische Wirkungen der jeweilig angewendeten Stoffe mit in

---

[1]) Hörmann, S. 48.

[2]) Nothmann-Zuckerkandl, Biochemische Zeitschrift. Bd. 45 1913. S. 418.

[3]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. S. 810.

Frage kommen. Außerdem brachten mich meine Untersuchungen zu der Ansicht, daß die Wirkung der in die Zelle eindringenden Metallionen von größerer Stärke sei als die der Zucker- und Alkoholmoleküle. Es hat den Anschein, daß die Komponenten, die die spezifischen Wirkungen zusammensetzen, in enger Beziehung zu der jedem einzelnen Stoff eigenen Eintrittsgeschwindigkeit stehen, und daß sie stark durch jene Fähigkeit der verschiedenen Ionen und Moleküle beeinflußt werden, im chemischen Geschehen der Zelle sowohl verschieden geartete wie verschieden heftige Änderungen zu veranlassen.

## 2. Die durch osmotische Einwirkungen bedingte Stimmungsänderung.

Weitere Untersuchungen knüpften an verschiedentlich gemachte Beobachtungen an, die darauf hinzuweisen schienen, daß jeder nach osmotischen Anlässen eintretende Erfolg von den vorausgegangenen Eingriffen abhängig sei. Ich suchte näher auf die durch osmotische Einwirkungen bedingte Stimmungsänderung der Zellen einzugehen.

Die Erfolge, die z. B. Hörmann[1]) nach Anwendung von Rohrzuckerlösungen erhielt, fand auch er bis zu einem gewissen Grade von den vorausgegangenen Einwirkungen beeinflußt. Die von mir angestellten Versuche zeigten unzweifelhaft den starken Einfluß vorausgegangener osmotischer Einwirkungen auf die durch ebensolche neue Einwirkungen hervorgerufene Reaktion. Ich traf hierbei auf eine ähnliche Erscheinung, wie ich sie schon früher, jedoch in Beziehung zur stimmungsändernden Wirkung durch Stöße, geschildert hatte. Jetzt soll die stimmungsändernde Wirkung von osmotischen Lösungen gezeigt und dargelegt werden, wie sich dieselbe äußert.

Es stellte sich heraus, daß ein Strömungsstillstand in Zellen, die schon durch bestimmte osmotische Einwirkungen in Anspruch genommen worden waren, durch die gleichen Eingriffe nicht veranlaßt werden konnte. Um in diesen Zellen eine Strömungsistierung hervorzurufen, bedurfte es Anstöße größerer Intensität, als es bei ganz normalen Zellen durchschnittlich der Fall war. Diese Feststellung sagte also aus, daß die Stimmung der Zellen durch osmotische Einwirkungen geändert werden konnte.

Bereits durch den folgenden primitiven, nur zur Orientierung bestimmten Versuch wurde der Einfluß vorausgegangener Einwirkungen auf spätere Erfolge klargelegt. Ein Sproß von *Nitella opaca* mit lebhafter Strömung wurde aus reinem $H_2O$ in der im vorigen Kapitel geschilderten Art und Weise in eine 1/10n NaCl-Lösung gleicher Temperatur gebracht. Diese Veränderung der Außenbedingung wirkte als ein strömungsistierender Anlaß. Der Stillstand jedoch wich noch während des Verbleibens der Zellen in jener Lösung einer beginnenden, bald zu normaler Geschwindig-

[1]) Hörmann, p. 50.

keit anwachsenden Strömung. Daraufhin übertrug ich den Sproß wieder in Wasser, wobei ein Strömungsstillstand ausblieb. Eine wiederum bald in Anwendung gebrachte 1/10nNaCl-Lösung zeigte diesmal nicht den Erfolg wie die gleiche anfänglich benutzte Lösung. Sie veranlaßte jetzt keine Strömungsistierung. Aus diesem Versuch geht hervor, daß trotz des überwundenen Strömungsstillstandes die Wirkung seiner Ursache noch nicht ausgeklungen war. Sie machte sich vielmehr dadurch kenntlich, daß sie die durch eine erneute Einwirkung hervorgerufene Reaktion stark beeinflußte.

Daß tatsächlich die Stimmung und damit die Reaktion stets von den vorausgegangenen Einwirkungen abhängig war, zeigen die folgenden Versuchsreihen. Ließ ich schwach konzentrierte neutrale Salzlösungen auf nicht vorbehandelte Zellen einwirken, so trat in ihnen mit großer Regelmäßigkeit Strömungsistierung ein.

1.

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1/100 n $KNO_3$ | wirkt | auf | Charasproß | A | ein, | veranlaßt Sistierung |
| 1/50 n $KNO_3$ | ,, | ,, | ,, | B | ,, | ,, ,, |
| 1/25 n $KNO_3$ | ,, | ,, | ,, | C | ,, | ,, ,, |
| 1/10 n $KNO_3$ | ,, | ,, | ,, | D | ,, | ,, ,, |
| 1/25 n NaCl | ,, | ,, | ,, | E | ,, | ,, ,, |
| 1/10 n NaCl | ,, | ,, | ,, | F | ,, | ,, ,, |
| 5 % $C_{12}H_{22}O_{11}$ | ,, | ,, | ,, | G | ,, | ,, ,, |

Ein anderes Bild stellte sich uns dar, wenn diese Lösungen hintereinander auf denselben Sproß zur Einwirkung gebracht wurden. Folgende Tabelle, deren Richtigkeit ich durch öftere Versuche mit gleichem Resultat bestätigt fand, soll die durch aufeinanderfolgende osmotische Anlässe erzielten Erfolge illustrieren. Benutzt wurden wiederum Zellen von *Chara fragilis*.

2.

| Zeit | Herkunft | Reizmittel | Wirkung | |
|---|---|---|---|---|
| 4 15′ | aus $H_2O$ nach | 1/100 n $KNO_3$ gebracht | trans. Stillst. | 4 15′ 30″ Ström. |
| 4 25′ | aus 1/100 $KNO_3$ nach | $H_2O$ gebracht | kein Stillst. | — |
| 4 28′ | aus $H_2O$ nach | 1/50 n NaCl gebracht | kein Stillst. | — |
| 4 30′ | aus 1/50 n NaCl nach | 1/50 n $KNO_3$ gebracht | trans. Stillst. | 4 35′ 00″ Ström. |
| 4 40′ | aus 1/50 n $KNO_3$ nach | 1/10 n $KNO_3$ gebracht | kein Stillst. | — |

Bei der Vergleichung des Versuches 1 und 2 sehen wir also, daß eine 1/10n$KNO_3$-Lösung, die in nicht vorbehandelten Zellen die Strömung regelmäßig zum Stillstand brachte, diesen Erfolg nicht zu erzielen vermochte, sobald sie auf Zellen einwirkte, die bereits bestimmten Einwirkungen ausgesetzt gewesen waren.

Durch vorausgegangene Reizungen hatte also eine Stimmungsänderung stattgefunden, die sich als eine Abschwächung der Reaktionsfähigkeit darstellte.

Weitere Versuche klärten darüber auf, daß diese „abstumpfende Wirkung“ in engem Zusammenhange mit der Dauer der Einwirkung stand. Zellen, die bis zu 60 Minuten in einer 1/100n-$KNO_3$-Lösung lagen, und die in kurzer Zeit den dadurch entstandenen Strömungsstillstand in ihr verweilend überwunden hatten, reagierten darnach meistens nicht mehr beim Wechseln mit einer 1/50n$KNO_3$-Lösung mit Strömungsistierung. Erst das Verbringen in eine 1/10n Lösung konnte die Strömung zu vorübergehender Ruhe veranlassen. Die Reizschwelle der Zellen, auf die osmotische Einwirkungen gewirkt hatten, erhöhte sich weiter, sobald die Objekte in dem Stillstand erzeugenden Medium, in dem sie liegen bleibend sehr bald die Strömung wieder gewannen, 1—2 Tage lang gelassen wurden. Von Wichtigkeit hierbei war, daß durch die lang ausgedehnte Wirkung z. B. einer 1/100n$KNO_3$-Lösung die Zellen weder auf die verschiedensten Konzentrationen der $KNO_3$-Lösungen mit Stillstand zu reagieren vermochten, noch daß auch Reizerfolge nach Anwendung von Kochsalz- oder Kaliumchloridlösungen und von Rohrzuckerlösungen eintraten.

Es ließ sich durch eine geeignete weitere Behandlungsweise solcher Zellen, die beim erstmaligen Einbringen in eine 1/100n-$KNO_3$-Lösung einen transitorischen Strömungsstillstand aufgewiesen hatten, und die nach einem 24—36 stündigen Liegenlassen in dem Medium auf alle anderen osmotischen Einwirkungen nicht mehr reagieren konnten, feststellen, daß jene Eingriffe doch wieder zu reaktionsauslösenden Anlässen werden konnten. Es gelang mir dieses zu erreichen, wenn ich die vollkommen abgestumpften Zellen 24 Stunden lang in reinem $H_2O$ liegen ließ. Wirkten darnach auf die Zellen wieder osmotische Einwirkungen ein, so fand ich, daß sie dieselben auch wieder mit Strömungsistierung beantworteten. Die Characeen-Zellen, auf die 24 Stunden lang eine 1/100n$KNO_3$-Lösung eingewirkt hatte, zeigten meistens selbst bei Einwirkung einer 1/10n$KNO_3$-Lösung keinen Reizerfolg mehr; eine 1/100n$KNO_3$-Lösung jedoch vermochte regelmäßig dann wieder die Strömung zu sistieren, sobald die Zellen nach der ersten Beeinflussung einen Tag lang in reinem Wasser verblieben waren. Um diesen Erfolg herbeizurufen, war es stets unbedingt nötig, daß die Zellen nach dem stundenlangen Verweilen in der osmotischen Lösung zum mindesten 24 Stunden lang in $H_2O$ liegen blieben; eine weniger lange Auswässerung genügte nicht, einen Stillstandserfolg herzustellen. Ein 12—16 stündiges Verbleiben in $H_2O$ reichte nicht aus, die durch langes Einwirken einer $KNO_3$-Lösung entstandene Stimmungsänderung wiederum so umzuändern, daß für einen neuen Anlaß der alte, ursprüngliche Schwellenwert gegolten hätte.

Um etwa entstehenden Irrtümern vorzubeugen, möchte ich betonen, daß durch alle in Anwendung gebrachten osmotischen

Lösungen mit den verschiedensten spezifischen Wirkungen die gleichen Ergebnisse erzielt werden konnten. So möchte ich nur kurz ein Protokoll angeben, aus dem sich ergibt, daß die Erfolge nach den Einwirkungen von NaCl- und Kaliumchloridlösungen die gleichen sind wie die, die sich nach $KNO_3$-Lösungen einstellten. Nur in einem unterscheiden sie sich von den durch Kaliumnitrat veranlaßten Resultaten: Zu dem Zustandekommen des Strömungsstillstandes war, wie bereits früher erwähnt, eine stärkere Konzentration des Na-Salzes nötig als beim K-Salz.

**Chara fragilis-Zellen:**

| Herkunft | Reizmittel | Wirkung | |
|---|---|---|---|
| aus $H_2O$ | in 1/10 n NaCl gebracht | sof. Stillst. | nach 5 Minuten Ström. |
| — | in 1/10 n NaCl 24 Stunden gelassen | anhalt. Ström. | — |
| aus 1/10 n NaCl | in 1/5 n NaCl gebracht | kein Stillst. | — |
| aus 1/5 n NaCl | in 1/10 n $KNO_3$ gebracht | kein Stillst. | — |

Parallelversuche hierzu belehrten mich, daß, sobald sich die Einwirkungsdauer der 1/10nNaCl-Lösung nur über wenige Sekunden erstreckt hatte, das strömende Plasma dieser Zellen durch eine 1/10n$KNO_3$-Lösung zum Stillstehen gebracht werden konnte. Aus dem eben zitierten Protokoll läßt sich also die Tatsache herauslesen, daß eine 1/10n$KNO_3$-Lösung nicht mehr imstande ist, die Strömung zu sistieren, wenn vorher einen Tag lang eine reaktionsauslösende 1/10nNaCl-Lösung auf die Zellen eingewirkt hatte. Es besteht die Wirkung der lang ausgedehnt einwirkenden NaCl-Lösung ebenso wie die der $KNO_3$-Lösung in einer Stimmungsänderung der Zellen gegenüber osmotischen Reizen.

Durch 1—2 tägiges Ruhenlassen in reinem Wasser konnte die Stimmung der Zellen wieder auf den normalen ursprünglichen Zustand gebracht werden; d. h. um einen neuen Sistierungsstillstand hervorzurufen, genügte wieder der ursprüngliche Anlaß.

Nur dann, wenn ich längere Zeit wirksame Lösungen auf die Zellen einwirken ließ, gelang es, die Zellen so zu beeinflussen, daß sich eine Abschwächung der Reaktionsfähigkeit einstellte. Strömende Charen-Sprosse konnten noch so lange osmotischen Einflüssen ausgesetzt bleiben, die zu schwach konzentriert waren, als daß sie zu einem Sistierungsanlaß werden konnten, die Stimmung der Zellen wurde dadurch nicht beeinflußt. Das folgende Beispiel soll diese hier ausgesprochene Tatsache illustrieren:

| Herkunft | Reizmittel | Wirkung | |
|---|---|---|---|
| aus $H_2O$ | in 1/100 n NaCl gebracht | kein Stillst. | — |
| ⟶ | in 1/100 n NaCl 24 Stunden gelassen | anhalt. Ström. | — |
| aus 1/100 n NaCl | in 1/10 n NaCl gebracht | kurz Stillst. | bald. Ström. |
| aus 1/10 n NaCl | in 1/50 n $KNO_3$ gebracht | sof. Stillst. | bald. Ström. |

Es ist damit der Beweis erbracht, daß die Zellen, auf die stundenlang ein unterschwelliger osmotischer Reiz eingewirkt hat, ihre Stimmung nicht geändert haben, daß ihre Reaktionsfähigkeit die alte geblieben ist.

Noch einer Tatsache, die meine Aufmerksamkeit bei sehr vielen Versuchen auf sich zog, muß ich Erwähnung tun. Alle Zellen, die aus $H_2O$ in irgend eine osmotische Lösung gebracht wurden, die zum Anlaß einer transitorischen Strömungsistierung wurde, strömten dann ruhig, ohne eine Unterbrechung ihrer Bewegung erleiden zu müssen, weiter, wenn sie aus der Lösung in $H_2O$ zurückgeführt wurden.

| Herkunft | Reizmittel | Wirkung | |
|---|---|---|---|
| 1. aus $H_2O$ | in 1/100 n $KNO_3$ gebr. | sof. Stillst. | bald Wiederström. |
| „ 1/100 n $KNO_3$ | in $H_2O$ gebracht | kein Stillst. | — |
| 2. aus $H_2O$ | in 1/25 n NaCl gebr. | sof. Stillst. | bald Wiederström. |
| „ 1/25 n NaCl | in $H_2O$ gebracht | kein Stillst. | — |
| 3. aus $H_2O$ | in 5 % $C_{12}H_{22}O_{11}$ gebr. | sof. Stillst. | bald Wiederström. |
| „ 5% $C_{12}H_{22}O_{11}$ | in $H_2O$ gebracht | kein Stillst. | — |
| 4. aus $H_2O$ | in 1/100 n $KNO_3$ gebr. | sof. Stillst. | bald Wiederström. |
| „ 1/100 n $KNO_3$ | in $H_2O$ gebracht | kein Stillst. | — |
| „ $H_2O$ | in 1/50 n $KNO_3$ gebr. | sof. Stillst. | bald Wiederström. |
| „ 1/50 n $KNO_3$ | in $H_2O$ gebracht | kein Stillst. | — |
| „ $H_2O$ | in 1/10 n $KNO_3$ gebr. | kein Stillst. | — |
| „ 1/10 n $KNO_3$ | in $H_2O$ gebracht | kein Stillst. | — |

Es zeigte sich also, daß ein plötzlicher Wechsel von $H_2O$ mit osmotischen Lösungen in bezug auf den Erfolg nicht umkehrbar war. Die Konzentrationsdifferenzen und die spezifischen Wirkungen stellten keinen Sistierungsanlaß dar, wenn der plötzliche Wechsel von der osmotischen Lösung zum Wasser erfolgte.

Auch Hörmanns Aufmerksamkeit war auf dieses Verhalten der Zellen gelenkt worden, für das er durch weitere Versuche eine Erklärung zu finden suchte. Zu diesem Zwecke untersuchte er Zellen, die er in einer 5 %igen $C_{12}H_{22}O_{11}$-Lösung „einschlich"; d. h. er brachte die Nitellen-Zellen nicht plötzlich aus $H_2O$ in eine 5 %ige Rohrzuckerlösung, sondern er ließ die Überführung ganz allmählich vor sich gehen, indem er auf die Zellen zuerst eine 0,25 %ige Lösung, dann etwas stärker konzentrierte, aber solche, die sich nicht durch große Konzentrationsdifferenzen von der vorausgegangenen unterschied, einwirken ließ. Er fand dabei, daß sehr kleine Konzentrationsdifferenzen niemals einen Strömungsstillstand auslösten. So gelang es ihm, ohne das Strömen des Zellplasmas auch nur transitorisch zu unterbrechen, die Zellen in eine 5 %ige Rohrzuckerlösung zu bringen. Beim plötzlichen Zurückbringen solcher in 5 %iger Rohrzuckerlösung eingeschlichener Zellen beobachtete er nun einen Strömungsstillstand, der nicht veranlaßt werden konnte, wenn die plötzlich in Rohrzuckerlösung gebrachten Zellen darauf auch wieder plötzlich nach $H_2O$ zurückgeführt worden waren. Dieses Resultat führte ihn zu dem Schluß, „daß es für das Zustandekommen des durch rasche Vermehrung des Wassergehaltes des Plasmas erzielten Stillstandes günstig ist, wenn die vorausgegangene Verminderung so stufenweise erreicht wurde, daß es dabei zur Auslösung entweder gar keines oder nur eines minimalen Reizes kam".[1])

Bis jetzt habe ich nur davon gesprochen, wie osmotische Lösungen die Stimmung der Zellen gegenüber neuen osmotischen Einwirkungen ändern. Ich machte jedoch auch die Beobachtung, daß nach osmotischen Einwirkungen die Zellen diejenigen Sistierungsanlässe, die in bestimmten Druckeinwirkungen bestanden, nicht mehr als solche empfinden konnten. Die durch osmotische Eingriffe bestimmte Stimmungsänderung dehnte sich also nicht nur auf osmotische Reize aus, sondern sie erlangte allgemeinere Bedeutung.

Es wurde ein berindeter Charen-Sproß mit lebhafter Strömung zur Untersuchung benutzt; in den zu beobachtenden Internodialzellen konnte durch leisen Druck ein kurzer aber ganz normaler Strömungsstillstand veranlaßt werden. Daraufhin ließ ich das Versuchsobjekt ca. 10 Minuten ruhig liegen und brachte es dann um

| Zeit | Reiz | Wirkung | |
|---|---|---|---|
| 11[00] Minuten | in 1/100 n $KNO_3$ | sof. Stillst. | nach 2 Min. Ström. |
| 11[20] „ | in 1/100 n $KNO_3$ liegend, gedrückt | kein Stillst. | — |
| 11[50] „ | in 1/100 n $KNO_3$ liegend, gedrückt | kein Stillst. | — |
| 3[10] „ | in 1/100 n $KNO_3$ liegend, gedrückt | kein Stillst. | — |

[1]) Hörmann, p. 50.

Ein Kontrollversuch, fast zu gleicher Zeit angesetzt, zeigte, daß dieser bereits nach 20 Minuten lang anhaltender Einwirkung von 1/100n$KNO_3$ auf einen Druck ausbleibende Erfolg nicht in einer vollkommen ausgeschalteten Reaktionsfähigkeit beruhte; denn eine nach 20 Minuten zugegebene 1/10n$KNO_3$-Lösung vermochte noch einen Strömungsstillstand hervorzurufen. Es scheint demnach, als ob die Stimmungsänderung osmotischer Lösungen sowohl für osmotische Reize wie für mechanische Reize gilt, nur daß sie für letztere eher eintritt als für die ersteren.

### 3. Über die Wirkung des Äthers auf die Protoplasmaströmung.

Ich möchte noch einige Versuche nicht unerwähnt lassen, die ich anstellte, um das Verhalten der Protoplasmaströmung in Characeen-Zellen zu beobachten nach den Einwirkungen von Äthyläther. Zunächst suchte ich den Einfluß des Narkotikums auf die Bewegung festzustellen. Darauf beschäftigte ich mich mit der anästhesierenden Wirkung des Äthers, die darin bestand, daß er die den Zellen zukommende normale Reaktionsfähigkeit zu ändern vermochte, so daß die Characeen-Zellen infolgedessen auf die ursprünglichen Sistierungsanlässe nicht mehr reagieren konnten.

Ehe ich die mit Äther angestellten Versuche und erhaltenen Resultate bespreche, muß ich auf die Dosierung des benutzten Narkotikums eingehen. Zunächst stellte ich eine gesättigte Äther-Wasserlösung her, indem ich so viel und so lange Äther mit Leitungswasser schüttelte, bis das Wasser keinen Äther mehr zu lösen schien. Um eine stets gesättigte Äther-Wasserlösung, die ich als Ausgangsmaterial benutzte, zur Hand zu haben, gab ich stets noch einen Überschuß von Äther hinzu. Nach den Angaben Overtons[1]) sind es 6,5 Gramm Äther, die sich bei 17° C in 100 Gramm Wasser lösen. Ich stützte mich auf diese Angabe und konnte so durch entsprechende Verdünnungen der gesättigten Äther-Wasserlösung Lösungen herstellen, die ca. 0,1 %, 0,5 %, 1 %, 1,5 %, 2 %, 3 %, 4 % Äther enthielten. Die infolge der Flüchtigkeit desÄthers entstandene Fehlerquelle suchte ich auf ein Minimum zu verkleinern, indem ich vor allen Dingen bei Untersuchungen, die längere Zeit in Anspruch nahmen, das Versuchsbassin durch eine auf den Rändern des Gefäßes aufliegende, mit Glyzerin bestrichene Platte vollkommen abschloß. Weiterhin stellte ich zur Verminderung der Verflüchtigung des Äthers das Versuchsbassin in eine große, hermetisch verschlossene Schale, in der sich ein offenes Schälchen mit gleichem Ätherwasser befand, wie das, in dem der Charen-Sproß ruhte.

Zunächst zu den Untersuchungen über die Wirkung des Narkotikums auf die Strömung des Protoplasmas der Characeen. Die Protoplasmaströmung wurde in den meisten Fällen durch Lösungen, die 0,1 %—2 % Äther enthielten, nicht, auch nicht

[1]) Overton, Studien über die Narkose. Jena 1901.

bei langer Einwirkungsdauer gehemmt. Lösungen jedoch, die mehr als 2 % Äther enthielten, sistierten die Bewegung mehr oder weniger schnell. Häufig kehrte die Bewegung in diesen Zellen nicht wieder. Wurden die in jenen Konzentrationen sich befindliche Sprosse in einem offenen Gefäß gelassen, so daß die Verflüchtigung des Äthers nicht behindert wurde, oder wurden dieselben kurze Zeit nach der Einwirkung des Narkotikums in reines Wasser gebracht, so kehrte die Strömung in den Stillstand aufweisenden Zellen wieder. Sehr oft und vor allen Dingen nach langer steter Einwirkung einer konstant bleibenden, mehr als 2,5 %igen Ätherlösung wich der Stillstand selten der beginnenden Bewegung, auch nicht nach dem Wiederverbringen in Wasser. Es war in diesen Zellen der Tod eingetreten.

Josing[1]), der u. a. auch mit jungen Charen-Sproßspitzen gearbeitet hatte, fand, daß $^1/_4$-, $^1/_8$-, $^1/_{16}$-, $^1/_2$-, 1-, 2- und 4 %ige Ätherlösungen die Strömung am Licht befindlicher Objekte unbeeinflußt ließen, daß jedoch eine Strömungsistierung eintrat, wenn diese Ätherlösungen unter Entziehung des Lichtes zur Einwirkung gebracht wurden. Durch meine Versuche stellte sich heraus, daß in ausgewachsenen Zellen die Strömung durch eine 2—3 %ige Ätherlösung auch während der Einwirkung des Lichtes zum Stillstand gebracht wurde. Auch gelang es mir nicht, an meinen Objekten jene von Josing gemachte Beobachtung zu erzielen, daß der Äther bei der durch die Lichtentziehung veränderten Außenbedingung anders wirkte als für sich allein. Im Gegensatz zu den Josingschen Resultaten zeigten die von mir in Anwendung gebrachten Zellen genau die gleiche, andauernd anhaltende Strömung bei Einwirkung von Ätherlösungen, gleichviel, ob bei der Gegenwart oder der Abwesenheit von Licht. In Äther liegende Zellen, die unter Einwirkung von Licht eine durch das Narkotikum scheinbar unbeeinflußte Strömung aufwiesen, strömten im Dunkeln unter den sonst gleich gebliebenen Bedingungen ruhig weiter. Eine ca. 2 %ige Ätherlösung, die unter möglichst großer Verhinderung der Verflüchtigung einige Stunden auf die Zellen einwirkte, veranlaßte zunächst sowohl in den am Licht stehenden wie in den im Dunkelschrank befindlichen Objekten keine Strömungsistierung; nach längerer Zeit jedoch war in beiden Vergleichssprossen der Tod eingetreten, jedoch mit einer Verschiedenheit: das Leben hatte in den verdunkelt gehaltenen Objekten früher aufgehört als in den am Licht stehenden. Diese Erscheinung stellte sich mit ziemlicher Sicherheit bei dieser Versuchsanordnung ein; die Eintrittszeiten derselben jedoch variierten außerordentlich stark. Vielleicht war die Wirksamkeit des Äthers durch die infolge der Lichtentziehung veränderten normalen Außenbedingung gesteigert worden. Es blieb aber immerhin noch fraglich, ob jene Wirkung des Äthers nicht auch auf eine, durch die Verdunklung bedingte, geschwächte Resistenz des Protoplasmas mit zurückgeführt werden mußte.

---

[1]) Josing, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 36. 1901.

Die nun zu besprechenden Untersuchungen, die als Gegenstand die anästhesierende Wirkung von Ätherlösung hatten, wurden nur dadurch möglich gemacht, daß durch bestimmte Konzentrationen nicht die Bewegung des Plasmas an sich gehemmt wurde, wohl aber die Reaktionsfähigkeit derselben aufgehoben werden konnte. Die Versuche, die zur Lösung der Frage nach der durch Einwirkung von Äther bedingten Anästhese dienten, wurden meistens derartig angestellt, daß zunächst untersucht wurde, ob in Wasser liegende Sprosse auf bestimmte Druckeinwirkungen mit einer Strömungsistierung reagierten. War ein transitorisch dauernder Erfolg eingetreten, so wurden nach jener Zeit, nach der die Nachwirkung dieser Einwirkung ausgeklungen war, die Zellen in das Narkotikum gebracht, dessen Konzentration zu gering war, als daß es einen Sistierungsanlaß darstellen konnte. Auf die in dieser Lösung liegenden Zellen wirkte nun der Eingriff von neuem ein, den die Zellen zu Beginn des Versuches mit einem Strömungsstillstand beantwortet hatten. Das Eintreten oder das Ausbleiben des transitorischen Strömungsstillstandes zeigte dann die trotz des Narkotikums erhalten gebliebene oder die infolge des Äthers eingebüßte Reaktionsfähigkeit an. Zu gleicher Zeit wurden in den meisten Fällen Vergleichsversuche angestellt: Auf Zellen, die von bloßem Wasser umgeben waren, wirkten in gleichen Zeitabständen gleichartige und gleich starke Eingriffe, wie sie den ätherisierten Objekten zugefügt worden waren, ein. Auf diese Weise konnte vermittels Vergleichung der bei beiden Versuchsreihen erhaltenen Resultate festgestellt werden, ob das etwaige Nichtmehrreagieren, wie es in Äther liegenden Zellen nach Druckeinwirkung eintrat, infolge der Anästhese entstanden war, oder ob infolge der häufigen Eingriffe die Reaktionsfähigkeit so geschwächt worden war.

Ich stellte jene Ätherkonzentration fest, die die Stimmung der Zellen so änderten, daß dieselben auf bestimmte Kompressionswirkungen nicht mehr mit Stillstand der Strömung reagieren konnten. Ich brachte berindete in $H_2O$ liegende Charen-Zellen, die auf einen leichten Druck mit kurzem Stillstand reagiert und in denen darnach eine lebhafte Strömung wieder eingesetzt hatte, in eine $1/2$ %ige Ätherlösung. Die Zellen zeigten hierbei eine ungestörte Bewegung, sie vermochten 1 Minute nach der begonnenen Einwirkung dieser Lösung eine Druckeinwirkung in der gleichen Weise wie im ursprünglichen Zustand zu beantworten. Selbst 10, 20 und 60 Minuten nach dem Verbringen der Zellen in das Narkotikum konnte ich bei einer Verhütung von Verflüchtigung des Äthers einen nach Druck transitorischen Strömungsstillstand beobachten. Ein $1/2$ %iger Äther war demnach ohne Einfluß auf die Stimmung der Zellen; ursprünglich wirksame Sistierungsanlässe behielten ihre Wirkung bei, auch wenn die Zellen von $1/2$ %igem Äther umgeben waren.

Folgender Versuch nun soll die Wirkung von 1 %igem Äther illustrieren.

Gut strömende berindete *Charen*-Zellen:

| Zeit | umgeb. Medium | Reizmittel | Wirkung | |
|---|---|---|---|---|
| $4^{00}$ Min. | in $H_2O$ liegend | gedrückt | sof. Stillst. | nach 30 Sek. Wiederströmung |
| $4^{10}$ ,, | ⟶ | 1 % Äther gebr. | kein Stillst. | — |
| $4^{11}$ ,, | in 1 % Äther lieg. | gedrückt | sof. Stillst. | nach 30 Sek. Wiederströmung |
| $4^{15}$ ,, | ,, 1 % ,, ,, | ,, | kein Stillst. | — |
| $4^{20}$ ,, | ,, 1 % ,, ,, | ,, | ,, ,, | — |
| $4^{30}$ ,, | ,, 1 % ,, ,, | ,, | ,, ,, | — |

Dieser Versuch ließ ganz klar die anästhesierende Wirkung des 1 %igen Äthers erkennen, und zwar vermochten die Zellen nach ca. 5 Minuten langer Einwirkungsdauer des Narkotikums nicht mehr auf Druckeinwirkungen mit Strömungsstillstand zu reagieren; auf die Strömung an sich übte diese Ätherkonzentration keinen merklichen Einfluß aus.

Die Anwendung eines 2 %igen Äthers zeigte die schnelle, gegenüber einem Stoßeingriff sich geltend machende anästhesierende Wirkung dieses Narkotikums und die unter dem Einfluß dieser Lösung allmählich eintretende Aufhebung der Strömungsfähigkeit des Plasmas.

Folgender Versuch soll dies näher erläutern:

Gutströmende *Charen*-Zellen:

| Zeit | umgeb. Medium | Reizmittel | Wirkung | |
|---|---|---|---|---|
| $9^{00}$ Min. | in $H_2O$ liegend | gedrückt | trans. Stillst. | bald Strömung |
| $9^{10}$ ,, | ⟶ | in 2% Äther gebr. | kein Stillst. | — |
| $9^{11}$ ,, | in 2 % Äther liegend | gedrückt | ,, ,, | — |
| $9^{16}$ ,, | ,, 2 % ,, ,, | ,, | ,, ,, | — |
| $9^{21}$ ,, | ,, 2 % ,, ,, | ,, | ,, ,, | langsam werd. Strömung |
| $9^{30}$ ,, | ,, 2 % ,, ,, | ,, | eintretende Sistierung | — |

Diese zuletzt beobachtete Sistierung wich manchmal nach dem Zurückbringen der Zelle nach reinem Wasser einer beginnenden Strömung, des öfteren aber hielt sie auch dauernd an und zeigte somit den eingetretenen Tod an.

Bei mehrfacher Wiederholung dieses durch gleiche Anordnung charakterisierten Versuches fand ich verschiedentlich eine kleine

Variation der eintretenden Erscheinung. Ich konnte die Beobachtung machen, daß ein 2 %iger Äther ab und zu zunächst eine sofortige, rasch vorübergehende Strömungsverlangsamung veranlaßte. Jenes Resultat, daß nach 1—2 Minuten langem Einwirken dieser Lösung ein ursprünglicher Sistierungsanlaß nicht mehr als solcher zu wirken vermag, fand ich mit großer Regelmäßigkeit bestätigt, desgleichen schien sich bei mehrfacher Wiederholung dieser Versuche die Erfahrung zu bewahrheiten, daß ein 15—20 Minuten langes Einwirken des 2 %igen Äthers eine eintretende zuweilen dauernd anhaltende Strömungsistierung verursachte.

Da also die Zellen durch 2 %igen Äther sehr leicht geschädigt werden, arbeitete ich zumeist mit 1,5 %igem Äther und das sich dabei ergebende Resultat kann aus folgendem Protokoll herausgelesen werden.

| Ätherpräparat. In $H_2O$ liegender, gut strömender *Chara stelligera*-Sproß wurde in diesem Medium: | | Vergleichspräparat (Wasser). In $H_2O$ liegender, gut strömender *Chara stelligera*-Sproß wurde in diesem Medium: | |
|---|---|---|---|
| $9^{00'}\ 00''$ | leise gedrückt — sofortiger Stillstand | $9^{00}\ 00''$ | leise gedrückt — sofortiger Stillstand |
| $9^{00'}\ 25''$ | trat Wiederströmung ein | $9^{00}\ 30''$ | trat Wiederströmung ein |
| $9^{02'}\ 00''$ | leise gedrückt — sofortiger Stillstand | $9^{02'}\ 00''$ | leise gedrückt — sofortiger Stillstand |
| $9^{02'}\ 30''$ | trat Wiederströmung ein | $9^{02}\ 30''$ | trat Wiederströmung ein |
| $9^{04'}\ 00''$ | leise gedrückt — sofortiger Stillstand | $9^{04'}\ 00''$ | leise gedrückt — sofortiger Stillstand nach 30 Sek. Wiederströmung |
| $9^{06'}\ 00''$ | in 1,5 % Äther gebracht — kein Stillstand | | |
| $9^{11'}\ 00''$ | leise gedrückt — kein Stillstand | $9^{11'}\ 00''$ | leise gedrückt — sofortiger Stillstand |
| $9^{16'}\ 00''$ | leise gedrückt — kein Stillstand | $9^{16}\ 00''$ | leise gedrückt — sofortiger Stillstand |
| $9^{20}\ 00''$ | stark gedrückt — kein Stillstand | $9^{20}\ 00''$ | stark gedrückt — sofortiger Stillstand |

Das Ergebnis dieses Versuches ließ nunmehr keinen Zweifel darüber, daß der Äther eine auf die Reaktionsfähigkeit der strömenden Characeen-Zellen anästhesierende Wirkung ausgeübt hatte.

Weitere Untersuchungen stellten klar, daß die bei oberflächlicher Beobachtung anscheinend stattgefundene Gewöhnung der Zellen an Ätherlösungen nicht stattgefunden hatte. Die diesbezüglichen Beobachtungen hatten ihren Grund in der Verflüchtigung des Äthers, durch die die Anästhese aufgehoben worden war.

Folgende Versuche zeigen, daß die durch Narkose eingebüßte Reaktionsfähigkeit einige Zeit nach dem Aufhören des Einwirkens des Äthers wieder einzutreten imstande war.

*Chara stelligera*-Sproß mit lebhafter Strömung wurde:

| Zeit | umgeb. Medium | Reizmittel | Wirkung | |
|---|---|---|---|---|
| $10^{00'\,00''}$ | in $H_2O$ liegend | gedrückt | sof. Stillst. | $10^{00'\,20''}$ Wiederströmung |
| $10^{04'\,00''}$ | „ $H_2O$ „ | „ | „ „ | $10^{04'\,20''}$ Wiederströmung |
| $10^{07'\,00''}$ | ⟶ | in 1,5 % Äther gebr. | kein Stillst. | — |
| $10^{08'\,00''}$ | in 1,5 % Äther lieg. | gedrückt | sof. Stillst. | $10^{08'\,20''}$ Wiederströmung |
| $10^{14'\,00''}$ | „ 1,5 % „ „ | „ | kein Stillst. | kurz anhaltend. Verlangsamung |
| $10^{17'\,00''}$ | „ 1,5 % „ „ | „ | „ „ | — |
| $10^{25'\,00''}$ | „ 1,5 % „ „ | „ | „ „ | — |
| $10^{26'\,00''}$ | ⟶ | in $H_2O$ gebracht | „ „ | — |
| $10^{35'\,00''}$ | in $H_2O$ liegend | gedrückt | „ „ | — |

Ein derartig behandelter Sproß wurde dann 14 Stunden in $H_2O$ gelassen. Die Zellen zeigten lebhafte Strömung und reagierten jetzt wieder auf leisen Stoß mit Strömungsistierung.

Dieser Versuch läßt ganz deutlich erkennen, daß die Anästhese nicht mit dem Moment der Entfernung des Äthers aufhörte, sondern daß sie noch einige Zeit anhielt, nachdem das Mittel, das sie hervorgerufen hatte, schon außer Kraft gesetzt worden war. Die aus Äther in Wasser gebrachten anästhesierten Zellen fanden sich oft noch eine Stunde im anästhesierten Zustand und erwiesen sich auf Druckeinwirkungen hin reaktionsunfähig. Wie lange die nachklingende Wirkung des Äthers anhält und ob die Dauer derselben von der vorausgegangenen Einwirkungsdauer des Narkotikums oder nur von der Stärke der Konzentration abhängig ist, entzieht sich meiner Kenntnis, da ich hierüber keine eingehenderen Untersuchungen anstellte. Daß aber an und für sich die anästhesierende Wirkung des Äthers sowohl durch die Konzentration wie durch die Zeit, in der das Narkotikum auf das Plasma einwirkte, beeinflußt wurde, ging aus den bereits am Anfang dieses Kapitels geschilderten Versuchen hervor. Die Anästhese trat ja nach der Einwirkung eines 2 %igen Äthers regelmäßig eher ein als nach der Einwirkung eines 1 %igen Äthers.

Es scheint nun betreffs der beiden hier zuletzt erwähnten Punkte ein Unterschied in der anästhesierenden Wirkung des Äthers auf Mikroorganismen und auf Characeen-Zellen zu bestehen. Die mit Bakterien und Flagellaten ausgeführten Untersuchungen zwangen Rothert[1]) zu dem Schluß, das charakteristische Merkmal für die anästhesierende Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Mikroorganismen läge darin, daß dieselbe nur von der Konzentration, nicht aber von der Dauer der Einwirkung abhinge.

Nothmann-Zuckerkandl[2]) fand, daß sich die narkotische Wirkung des Äthers auf die Protoplasmaströmung an sich in einer eintretenden, durch Wasser wieder rückgängig zu machenden Strömungshemmung kenntlich machte, und daß dieselbe sowohl von der Konzentration wie von der Dauer der Einwirkung abhing.

Wenn wir nun wieder auf die Ergebnisse meiner Untersuchungen zurückkommen, so sehen wir deutlich, daß in der Wirkungsweise des Äthers auf die Strömung sowie auf die Reaktionsfähigkeit der Characeen-Zellen durchaus kein Unterschied bestand. Es stellte sich heraus, daß einerseits die durch Äther bedingte Sistierung der Strömung, wie andererseits das Eintreten der Anästhesie in bezug auf die Reaktionsfähigkeit sowohl von der Konzentration wie von der Dauer der Einwirkung des Narkotikums abhängig war.

Durch frühere Untersuchungen war festgestellt worden, daß die Characeen-Zellen osmotische Eingriffe mit Strömungsstillstand beantworteten. Ich versuchte nun, die Stimmung der Zellen diesen Einwirkungen gegenüber durch Äther zu ändern. Die darauf bezüglichen Versuche sollen jetzt näher angegeben werden.

Es wurden gutströmende, berindete wie entrindete Charen-Sprosse in 0,5-, 1-, und 1,5 %igen Äther gebracht und in diesen Lösungen verschieden lang gelassen. Darnach ließ ich auf diese ätherisierten Zellen eine 1/100n$KNO_3$-Lösung einwirken. Auf diese Änderung der äußeren Bedingungen reagierten die Zellen wie im ursprünglichen Zustand nicht mehr mit transitorischem Strömungsstillstand, sondern nur mit einer vorübergehenden deutlichen Verlangsamung der Rotation des Plasmas. Es gelang mir auch bei Anwendung von mehr als 2 %igem und mehr als 2,5 %igem Äther nicht, eine vollständige Unterdrückung der Reaktionsfähigkeit, eine vollständige Anästhese in bezug auf die osmotischen Einwirkungen hervorzurufen.

---

[1]) Über die Wirkung des Äthers und des Chloroforms auf die Reizbewegung von Mikroorganismen. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 39. 1904. S. 61.)

[2]) Biochemische Zeitschrift. Bd. 45. 1912. S. 428.

Noch eines Versuches sei hier gedacht:

*Chara stelligera* gut strömend:

| Zeit | umgeb. Medium | Reizmittel | Wirkung |
|---|---|---|---|
| 9h 20′ 00″ | in $H_2O$ liegend | gedrückt | trans. Stillstand |
| 9h 28′ 00″ | „ $H_2O$ „ | „ | „ „ |
| 9h 36′ 00″ | ⟶ | in 1,5 % Äther gebracht | kein Stillstand |
| 9h 40′ 00″ | in 1,5 % Äther liegend | gedrückt | „ „ |
| 9h 50′ 00″ | „ 1,5 % „ „ | „ | „ „ |
| 9h 53′ 00″ | ⟶ | in 1/100 n $KNO_3$ gebracht | „ „ |

wohl aber eine deutliche, langsam weichende Verlangsamung der Strömung; nach 1 Stunde wieder normale Bewegung.

Es zeigte sich also, daß eine ursprünglich genügend starke Kompression der Zellen bei Anwesenheit einer 1,5 %igen Ätherlösung keinen Sistierungserfolg auszulösen vermochte, daß jedoch in Zellen, die unter dem gleichen Äthereinfluß standen, durch einen osmotischen Eingriff noch Strömungsverlangsamung veranlaßt werden konnte. Gleiche Ätherkonzentrationen waren demnach nicht von gleicher Wirkung in bezug auf verschieden geartete Außeneinflüsse.

## Schluss.

Vorliegende Ausführungen zeigten also, daß sich die mechanischen und osmotischen Einwirkungen in ihrer Wirkung auf die Protoplasmaströmung der Characeen meistens in einer transitorischen Strömungsistierung sichtbar machten. Worin diese Änderungen der Strömungsgeschwindigkeit letzten Endes beruhen, konnte durch meine Untersuchungen nicht dargelegt werden. Es wurde in den vorstehenden Ausführungen nur dargestellt, wie sich diese durch mechanische und osmotische Einwirkungen bedingten Veränderungen äußerten. Die hauptsächlichsten Ergebnisse fassen wir am Schluß kurz zusammen:

1. Alle mechanischen Einwirkungen, die durch Druck oder Stoß auf verschiedene Weise erzielt wurden, brachten das strömende Plasma der Characeen-Zellen zur Ruhe. Dieser Erfolg trat stets als Folge des generellen nicht bestimmt lokalbeschränkten Druckes, der mit genügender Intensität auf die Zellen wirkte, ein. Die genügende Intensität bestand in einer bestimmt großen, durch Stoß bedingten Deformation, in einer bestimmten Kompression der Zellen.
2. Bei jüngeren Zellen und bei höherer Temperatur genügte ein schwächerer Druck, eine geringere Deformation, um

Strömungsistierung hervorzurufen, als es bei älteren Objekten, bei niederer Temperatur der Fall war.

3. Gleiche, jedoch verschieden schnell ausgeübte Einwirkungen, d. h. gleiche, jedoch verschieden schnell entstehende Deformation bedingten nicht gleiche Erfolge. Es trat nach einer schnell vor sich gehenden Deformation eine Sistierung ein, die, sobald diese gleiche Komprimierung nur langsam erfolgte, ausblieb.
4. Die Größe der ausgelösten Reaktion war nicht von der Größe ihres Anlasses abhängig. Jede schwellige Reizursache, ob gerade schwellig oder schon an der maximalen Grenze stehend, löste in Individuen, die unter gleichen Bedingungen standen, gleiche Erfolge aus, d. h. gleich andauernde Sistierungen, deren Dauer jedoch Verlängerungen und Verkürzungen durch Änderungen der Temperatur und durch häufige Inanspruchnahme der Zellen erfahren konnte. Unterschwellige Eingriffe vermochten sich zu einem Reaktionsanlaß zu summieren.
5. Die Wirkung eines Druckeinflusses erstreckte sich über die sichtbare Strömungsistierungsdauer hinaus. Erneute Einwirkungen, die dem ursprünglich reaktionsauslösenden Anlaß gleichgeblieben waren, bedingten nur dann einen Effekt, wenn sie, obgleich der äußerlich ganz normale Zustand des Plasmas wieder herrschte, erst nach einer längeren Ruhepause nach der vorhergegangenen Reizung zur Wirkung gebracht wurden. Die Größe dieser Ruhezeit hing von der Stärke der stattgefundenen vorausgegangenen Einwirkung ab.
6. Gegenüber mechanisch-intermittierend auftreffenden Einwirkungen reagierten die Zellen mit einer Akkommodation. Ursprünglich reaktionsauslösende Anlässe wurden bei einer intermittierenden Zugabe nicht mehr als solche empfunden; eine Sistierung wurde in derartigen Zellen dann nur durch stärkere Stöße hervorgerufen als der ursprüngliche Eingriff gewesen war.
7. Der Strömungsstillstand pflanzte sich innerhalb einer Zelle und von Zelle zu Zelle fort. Diese Reizfortpflanzungsfähigkeit des Plasmas hing von der Größe der Reizursache, von dem Alter und der individuellen Eigenart der Zellen ab. Die Strömungsistierung pflanzte sich in vertikaler Richtung weiter fort als in transversaler Richtung. Durch deformiertes Plasma hindurch wurde der Strömungsstillstand nicht geleitet.
8. Ebenso wie durch mechanische Einwirkungen wurde durch osmotische Lösungen eine transitorische Plasmaströmungsistierung hervorgerufen. NaCl-, KCl-, $KNO_3$- und $CaCl_2$-Lösungen wirkten ebensowenig wie Alkohol- und Rohrzuckerlösungen allein vermöge ihrer osmotischen Lei-

stungen, sondern es spielte, da sie in äquimolaren und isosmotischen Lösungen verschieden wirkten, ihre spezifische Einwirkungsmöglichkeit dabei eine Rolle. Kaliumnitratlösungen bildeten in verdünnteren Konzentrationen als die Natriumlösungen einen Sistierungsanlaß.

9. Die durch osmotische Eingriffe hervorgerufene Wirkung klang trotz der Überwindung der äußerlich sichtbaren Reaktion, d. h. des Strömungsstillstandes nach. Dies machte sich in einer Stimmungsänderung des Plasmas bemerkbar. Es wurde die Fähigkeit der Zellen, auf osmotische und auf mechanische Einwirkungen zu reagieren, geändert resp. aufgehoben.

10. Auch der Äther vermochte einen strömungsistierenden Erfolg auszuüben; seine Wirkung tat sich aber auch noch in einer Veränderung der Reaktionsfähigkeit des *Characeen*-Plasmas kund. Dieses Wirkungsvermögen des Äthers hing von der Konzentration wie von der Einwirkungsdauer ab. Minderstarke Konzentrationen (bis 2 %) schalteten die Sensibilität gegen mechanische Eingriffe aus und schwächten dieselbe gegen osmotische Einflüsse ab. Durch stärkere Konzentrationen (von 2 % an) büßte das Plasma seine Bewegungsfähigkeit ein und wurde bei langer Einwirkungsdauer abgetötet.

---

## Literaturverzeichnis.

Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. 1886.

Clark, Über den Einfluß niederer Sauerstoffpressung auf die Bewegung des Protoplasmas. (Bericht. der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 1898).

Dutrochet, Annales des sciences naturelles. 2. Sér. 1838. T. IX.

Engelmann, Hermanns Handbuch der Physiologie. I. 1879.

Ewart, On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants. Oxford 1903.

Giesenhagen, Untersuchungen über Characeen. (Flora. Bd. 82. 1896.)

Hassak, Über das Verhältnis von Pflanzen zu Bicarbonaten und über Kalkinkrustation. (Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen. Bd. II. 1888. Heft 3.)

Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Plasmas in behäuteten Zellen. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 24. 1899.)

Höber, Die physikalisch-chemischen Vorgänge bei der Erregung. (Zeitschrift für allgemeine Physiologie. Bd. 10. 1909/10.)

Hörmann, Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen. Jena 1898.

Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867.

Jakob, Studien über Protoplasmaströmung. [Diss.] Jena 1913.

Josing, Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 36. 1901.)

Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. 1913.
Keller, Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. [Diss.] Zürich 1890.
Klemm, Desorganisationserscheinungen der Zelle. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 28. 1895.)
Kretzschmar, Über Entstehung und Ausbreitung von Protoplasmaströmung infolge von Wundreiz. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 39. 1903.)
Nägeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft 2. 1869.
Nemec, Die Reizleitung. Jena 1901.
Nothmann-Zuckerkandl, Die Wirkung der Narkotika auf die Plasmaströmung. (Biochemische Zeitschrift. Bd. 45. 1913.)
Osterhout, On the importance of physiologically balanced solutions for plants. (Botanic. Gazette. Vol. 42. 1906.)
— On the importance of physiologically balanced solutions for plants. (Botanic. Gazette. Vol. 44. 1907.)
Overton, Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle. (Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft. Zürich 1899.)
— Studien über die Narkose. Jena 1901.
Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1897.
— Die Reizbarkeit der Pflanzen. (Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. 1893.)
— Zur Kenntnis der Kontaktreize. (Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen. 1885.)
— Über Aufnahme und Abgabe ungelöster Körper. (Abhandlungen der mathematisch-physikalischen Klasse der Kgl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. Bd. 16.)
Pringsheim, Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.
Rothert, Über die Wirkung des Äthers und des Chloroforms auf die Reizbewegung der Mikroorganismen. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 39. 1904.)
Schuster, Über den Einfluß der Sauerstoffpressung auf die Protoplasmaströmung. [Diss.] Leipzig 1898.
Senn, Die Gestalts- und Lagenveränderung der Pflanzenchromatophoren. 1908.
Traube-Mengarini, Biochemische Zeitschrift. Bd. 17. 1909.

---

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden experimentellen Versuche wurden im Botanischen Institut der Universität Leipzig im Sommersemester 1918 begonnen und am Ende des Wintersemesters 1918/19 abgeschlossen.

Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Geheimrat Professor Dr. Pfeffer für die Ratschläge und Anregungen, die er mir bei der Ausführung vorliegender Untersuchungen zuteil werden ließ, meinen ehrerbietigen Dank aussprechen. Es ist mir auch eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. Buder, Herrn Privatdozent Dr. Stark und Herrn Dr. Gießler für das Interesse zu danken, durch das meine Studien unterstützt und gefördert wurden.

---

# Über die geschlechtliche Fortpflanzung der Bakterien.

## (Bakteriologische Studien V.)[1]

Von

Dr. **Günther Enderlein**, Berlin.[2]

(Mit Tafel I.)

Die Möglichkeit der sexuellen Fortpflanzung der Bakterien wurde bisher von der gesamten Fachliteratur in Abrede gestellt. Die wenigen Versuche, gewisse Vorgänge bei der Entwicklung der Bakterien als sexueller Natur zu erklären, wurden auf unrichtige Interpretation zurückgeführt, die es auch in der Tat sind. Diese finden nämlich an der höchsten morphologischen Entwicklungsstufe der in Frage kommenden Bakterien statt, so daß sie naturgemäß für geschlechtliche Fortpflanzungskörper überhaupt gar nicht in Betracht kommen können. Aber bei dem Mangel einer vergleichenden Bakterienmorphologie konnte dies ja nicht erkannt werden. In allen Fällen ist es das Synascit (cf. Bakt. Studien. III) gewesen, welches als geschlechtlicher Fortpflanzungskörper aufgefaßt worden ist.

Als erster, der gewisse Vorgänge bei dem *Schaudinnum Bütschlii* (Schaud. 1902) als eine „primitive Art der Selbstbefruchtung" auffaßte, kommt Schaudinn (1902) in Betracht. Hier tritt nämlich bei dem hochentwickelten Synascit vor der (fälschlich als Sporenbildung aufgefaßten) Endothecitbildung eine mediane Querteilungserscheinung ein, die aber sehr bald wieder reduziert wird. Dies glaubte Schaudinn als „primitive Art der Kopulation" deuten zu müssen. Auf diese Auffassung Schaudinns bezieht sich später Dobell (1908) bei einer verwandten Spezies. Ferner deutet Perrin (1906) bei *Cristispira Balbiani* (Certes 1882), die übrigens als Protozoe (*Trypanosoma*) aufgefaßt wird, die feineren Ascite als „männliche Gameten", die Synascite als „weibliche Gameten" und

[1]) Die bisherigen Nummern der Bakteriologischen Studien sind folgende:
I. Einige neue Bakterien aus der Verwandtschaft des Diphtherie-Erregers. (Ges. Naturf. Freunde, Berlin. 1916. S. 395—400.)
II. Über polyätiologische Auffassung diphtherieartiger Erkrankungen. (Ges. Naturf. Freunde, Berlin. 1916. S. 400—403.)
III. Grundelemente der vergleichenden Morphologie und Biologie der Bakterien. (Ges. Naturf. Freunde, Berlin. 1916. S. 403—406.)
IV. Ein neues Bakteriensystem auf vergleichend-morphologischer Grundlage. (Ges. Naturf. Freunde, Berlin. 1917. S. 309—319.)

[2]) Für das hier Mitgeteilte übernimmt Verfasser die Verantwortlichkeit. Red.

die Zwischenformen als „indifferente Formen". Auch v. Prowazek (1906) vermutet, in Anlehnung an Schaudinn, in den Arthrotheciten (von ihm Plasmaknöpfe und -Tropfen genannt) bei verschiedenen Spirochaetiden Produkte von Geschlechtsvorgängen (Autogamie von zwei aus der Teilung hervorgegangenen Individuen) erblicken zu können. Auch Mühlens und Hartmann (1906) ziehen eine solche Möglichkeit in Betracht, wenden sich aber gegen die Auffassung Perrins. Schließlich glauben auch Krystalowicz und Siedicki (1909), in den feinen Asciten von Spirochaeten, ähnlich wie Perrin, Mikrogameten zu erblicken.

Die von mir zu Beginn des Jahres 1915 entdeckte geschlechtliche Fortpflanzung der Bakterien hatte ich schon in die Übersicht über die Grundelemente der vergleichenden Morphologie und Biologie der Bakterien (Bakteriologische Studien. III. 1916) eingefügt und publiziert. An dieser Stelle konnte ich naturgemäß nicht näher auf eine Beschreibung der speziellen Vorgänge und morphologischen Befunde eingehen und mußte mich mit der Charakteristik und Festlegung der morphologischen Begriffe begnügen, zumal in meinem Hauptwerk[1]) das gesamte morphologische, biologische und klassifikatorische System eingehend ausgearbeitet damals bereits vorlag und ja bald der Publikation übergeben werden sollte. Leider haben die zur Zeit bestehenden Schwierigkeiten für den Druck größerer Abhandlungen, auf die ich schon in „Bakteriologische Studien IV" hingewiesen habe, noch immer nicht die Möglichkeit ihres Erscheinens näher gerückt. So habe ich mich entschlossen, obgleich ein volles Verständnis für diese äußerst subtilen Vorgänge und Elemente nur im Rahmen der ganzen Bearbeitung möglich ist, auch von diesem Abschnitt eine vorläufige Mitteilung der Publikation zu übergeben, zumal diese Tatsachen nicht allein für die Biologie, sondern auch für die Praxis von größter Bedeutung sein dürften, und somit weiteres Interesse beanspruchen. Die in „Bakteriologische Studien III" niedergelegten vergleichend-morphologischen Grundbegriffe sind naturgemäß für ein volles Verstehen des Nachstehenden unentbehrlich.

Als ich bei Kriegsbeginn am 7. August 1914 die längere Zeit unterbrochenen morphologischen Studien an Bakterien wieder aufnahm, indem ich mich der Militärbehörde zu freiwilliger bakteriologischer Tätigkeit zur Verfügung stellte und auf 2 Jahre im hygienischen Institut des Sanitätsamtes II. A. K. in Stettin als Bakteriologe im Range eines Stabsarztes beschäftigt war, hob sich bald aus der vergleichend-morphologischen Erkenntnis an der Hand privater Studien die Vorstellung der Cyclogenie hervor. Bereits gegen Ende des Jahres 1914 begann sich hierbei die Erkenntnis aufzudrängen, daß in diesem Vorstellungsbild an bestimmten Stellen immer wieder Lücken sich bemerkbar machten. So war es z. B. nicht verständlich, daß gewisse Erscheinungsformen, auf festen Nährboden ausgesät, sich als steril erwiesen, und so abgestorben erschienen, während die gleichen Formen nach kurzer Passage in flüssigem Nährboden (z. B. Peptonwasser) völlig lebenskräftige

[1]) Bakterien-Cyclogenie. Eine Einführung in die Kenntnis von Bau, geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung und Entwicklung der Bakterien. Mit 330 Abbildungen.

Individuen ergaben. An diesen Punkten wurde nun eine intensive morphologische Beobachtung eingesetzt. So wurden Kulturen derartigen Materiales in Peptonwasser nach der Aussaat alle Viertelstunden zunächst lebend — später gefärbt — beobachtet und zahlreiche Skizzen und genaue Messungen angefertigt. So wurde gewissermaßen ein morphologisches Kesseltreiben veranstaltet, das am 22. 2. 1915 mit der Entdeckung der männlichen (♂) und weiblichen (♀) Individuen und der Überzeugung endete, daß bei den Bakterien wirklich geschlechtliche Fortpflanzung stattfindet. Aber erst nach etwa 8 tägiger intensivster, oft stundenlanger Beobachtung gelang es mir, nachdem eine ganze Reihe von derartigen Vorgängen mir aus der Gesichtsebene entwichen waren, das erste Mal, tatsächlich auch eine Kopulation zwischen ♂ und ♀ sicher zu beobachten, obgleich schon am 22. 2. die weiter unten beschriebenen und abgebildeten Werbungs- und Suchbewegungen des ♂ in den Vordergrund des Interesses gerückt waren. Während die Bewegungen gewöhnlicher Bakterienformen durchaus ziellos erscheinen, ist an dem männlichen Individuum (Spermit) nicht nur eine ganz bestimmte Rhythmik der Bewegung zu erkennen, sondern man bemerkt auch ein gewisses Suchen und Auswählen mit einem Ziele, das eine Spur Bewußtsein ahnen läßt. Dieses Fünkchen Bewußtsein löste im Erkennen all die Arbeiten und Forderungen aus, die zu einer wissenschaftlichen Erkenntnis nötig sind. War es doch sogleich klar, daß mit dem sexuellen Vorgang die morphologische Einheit entdeckt sein müsse und daß dann die Kopulation auch karyologisch erwiesen werden könne. Sofort einsetzende Versuche bestätigten dies schon am 4. 4. 1915 auch karyologisch. Damit war gleichzeitig die Kerneinheit (das Mych) und die Zelleinheit (das Mychit) festgestellt, die auch im Vergleich und im Gegensatz zum höheren Protozoenkern und zur Protozoenzelle Einheiten darstellen, wie in der Hauptarbeit weiter begründet wird.

Folgende Tabelle gibt nun eine Zusammenstellung der Beweise der geschlechtlichen Fortpflanzung der Bakterien. Es sind im wesentlichen 6 Beweise, und zwar die eine Hälfte morphologischer, die andere Hälfte biologisch-physiologischer Natur.

## Beweise der geschlechtlichen Fortpflanzung der Bakterien.

### a) Morphologische Beweise.

1. Die Bildung des Gonites als Mychomerit (Halbkernzelle) mit einem Halbkern (Mychomer).
2. Die Differenzierung des Gonites in Spermit (♂) und Oit (♀) in flüssigem Nährboden (z. B. Peptonwasser, Kondenswasser).
3. Die Feststellung des Spermit-Mychomer im Innern des Ortes in verschiedenen Entfernungen vom wandständigen Mychomer des Oites.

b) Biologisch-physiologische Beweise.

4. Das verschiedene Verhalten des lebenden Spermites gegenüber einem Phytit und einem Oit, ferner die Rhytmik des Stoßens und die Zielstrebigkeit (Suchen, Auswählen) der Bewegung.
5. Der Eintritt der Kopulation von Spermit und Oit (lebend beobachtet).
6. Die Vermehrungs- und Wachstumsunfähigkeit von Reinkulturen der Gonite auf festen Nährböden (z. B. Agar). Das gleiche Material bildet bei Schaffung von geeigneten Bedingungen zur Bildung von Spermit und Oit nach deren Kopulation zahlreiche Kolonien (beim Cholera-Erreger nach Peptonwasserpassagen von etwa 5—7 Stunden).

Im nachfolgenden soll die geschlechtliche Fortpflanzung einer einzigen Spezies behandelt werden, und zwar die des Cholera-Erregers (*Microspira comma* Schröt. 1886). Nur einige wichtige Verhalten einer anderen Spezies (*Corynobacterium pseudodiphtheriticum* [Hoffm.-Wellenh. 1887]) sollen wenigstens gestreift werden.

Auf die Bedeutung des flüssigen Nährbodens für die sexuellen Vorgänge wies ich schon hin. Wie sich nun beim Cholera-Erreger und 2 anderen Bakterienspezies Peptonwasser, für den Pseudodiphtherie-Erreger das Kondenswasser des Loeffler-Serums (nicht aber Peptonwasser), als das geeignete Medium erwiesen hat, in dem sich die Gonite zu den Geschlechtszellen differenzierten und eine Kopulation zu einer neuen, vollkommenen und vermehrungsfähigen Zelle eintrat, so war es bei anderen Bakterien nicht möglich, eine hierfür geeignete Flüssigkeit zu finden. So gelang es wohl, z. B. beim Typhus-Erreger (*Acystia typhi* [Everth 1880]), leicht, Gonite zu erhalten, aber weder in Peptonwasser, noch in irgend einem Kondenswasser, noch in Ascitesflüssigkeit, noch in menschlichem Blutserum, noch in Bouillon war es möglich, die Differenzierung zu Spermit und Oit auszulösen und eine Kopulation der Geschlechtszellen zu veranlassen. Gleiche Erfahrungen wurden mit den Goniten des Diphtherie-Erregers (*Corynobacterium diphtheriae* [Loeffl. 1884]) und vieler anderer Bakterienspezies gemacht.

Es erscheint so ganz ohne Zweifel, daß auch diese Vorgänge, wie ich in der Hauptarbeit für alle Stadien der Zyklode zur Genüge erwiesen habe, an ganz bestimmte Bedingungen gebunden sind (daß also auch hier eine mehr oder weniger starke Mochlose überwunden werden muß). Sei es, daß diese vielleicht nur im Blute oder in bestimmten Organen des lebenden Menschen und unter besonderen Voraussetzungen zu suchen sind, sei es, daß ganz bestimmte Temperaturen oder sonstige Einwirkungen von außen her erforderlich sind, um dieselben auszulösen, jedenfalls bleibt hier noch ein weites Gebiet spezieller biologischer Forschung offen, das in hohem Grade geeignet sein dürfte, auf manche Vorgänge bei Krankheiten klärend zu wirken. Mir selbst war es bei der Fülle anderer Ziele nicht möglich, mich auf diese speziellen Fragen weiter einzulassen, obgleich mir noch weitere hierfür sehr geeignet erscheinende Bakterienspezies vorlagen.

### Das Gonit.

Bleiben Gonidien irgendeiner Bakterienspezies unter Verhältnissen mit Nahrungsmangel[1]), also besonders in älteren Kulturen, bei denen sie keine Gelegenheit haben, sich wieder zu vergrößern und zu teilen, oder in ein höheres Zyklostadium einzutreten, so verlieren sie allmählich ihre Nahrungsreserven durch Verbrauch derselben und durch Verschwinden der Trophoconien entsteht so allmählich Atrophose. Andere Einwirkungen, z. B. auch die Einwirkung des Lichtes, längerer Einwirkung von Wärme (z. B. 37°), lösen ähnliche Erscheinungen aus.

Im Endverlauf dieses Vorganges, oder noch häufiger im Anschluß daran, beginnt eine Mychomitose. Beim Atrophit der Gonidie ist dies direkt bei einfacher Karbolfuchsinfärbung (Verdünnung 1 : 10) darzustellen. Allerdings ist dazu ein äußerst dünner Deckglasausstrich auf sehr gut geputztes mit Alkohol-Äther entfettetes Deckglas erforderlich, weil nur so das Bild dem Auge leicht faßlich erscheint, wenn die einzelnen Gonidien weit voneinander getrennt sind. Eine dichtere Lagerung der Gonidien verwirrt das Auge, indem sie das Auge von der außerordentlichen Feinheit der Färbungsdifferenzen ganz erheblich ablenkt. Die Färbung ist nur ganz kurze Zeit (wenige Sekunden) bei starker Verdünnung der normalen Karbolfuchsinlösung mit Wasser (1 : 7 bis 1 : 10) anzuwenden, da die überaus zarten Objekte sehr leicht überfärbt werden und dann nichts erkennen lassen.

Da der Stoff des Mych, das Mychin, mittelst Methylenblau infolge seines Mangels an Nukleïnsäure (Näheres im Hauptwerk) nicht färbbar ist, ist diese Färbung nicht anwendbar; eine Differenzierung erfolgt so nicht.

Diese Mychomitose des Atrophites resp. Miotrophites der Gonidie zeigt Figur 1—10 vom Cholera-Erreger. Zunächst setzt die Mychomitose ganz normal ein (der normale Verlauf ist im Hauptwerk ausführlich beschrieben). In Figur 2 verbreitert sich das Mych ein wenig; in Figur 3 zieht sich ein Fortsatz aus, der in Figur 4 am Ende anschwillt und hier ein gleichmäßig hantelförmig gebildetes Mychozyg darstellt. Figur 5 zeigt dann die Verlängerung des Mychomit, der in Figur 6 eine Einschnürung am Mutter-Mych erkennen läßt. Gleichzeitig fällt dabei die Verflachung des Tochter-Mych auf. Ein weiteres Stadium stellt Figur 7 dar; hier ist das Tochter-Mych mit dem Mychomit zu einer flachen Scheibe verflossen und die Abschnürung vom Mutter-Mych ist vollzogen; gleichzeitig tritt eine weitere Entfernung vom Mutter-Mych ein. Die dicht der Kugeloberfläche angelegte entstandene Scheibe wird immer flacher, wie es Figur 8 ebenfalls von der Seite gesehen erkennen läßt. Schließlich verflacht diese Scheibe, wie in Figur 9 abgebildet ist, sich immer

---

[1]) Andere solche „reifende Einflüsse" (wie Licht, chemische Einflüsse usw.) werden im Hauptwerk behandelt.

mehr, wird undeutlich und unscharf, um schließlich das in Figur 10 gegebene Bild zu zeigen, bei dem das Tochter-Mych völlig verschwunden ist.

Der Teilungsvorgang ist gleichmäßig von der Seite gesehen dargestellt. Alle abgebildeten Stadien sind genau nach der Natur gezeichnet und in noch vielen weiteren Zwischenformen in unbegrenzter Anzahl beobachtet worden. Die gleichen Erscheinungen wurden auch bei zahlreichen anderen Bakterien festgestellt.

Wie haben wir nun diese eigenartige und von der normalen Mychomitose abweichenden Erscheinungen zu deuten? Die Antwort sei den Beweisen vorausgeschickt, um eine klarere Übersicht zu gestatten.

Wie nämlich bei einer höheren Zelle sich das Kernmaterial zur Entwicklung zu Sperma und Ei teilt und so dem Ei wie dem Sperma nur ein Halbkern (= Gonomer[1]) zukommt, so entspricht das Mych des in Figur 10 abgebildeten Endstadiums des geschilderten Vorganges nur einem halben Mych, oder genauer gesagt einem nicht vollwertigen Mych, dem **Mychomer.** Das Mychit mit einem Halbkern sei Mychomerit genannt. Da das entstandene Mychomerit noch keineswegs eine männliche oder weibliche Funktion ausübt oder ausüben kann, ist das speziell hier behandelte Mychomerit das Gonit genannt.

Das Gonit hat beim Cholera-Erreger meist einen Durchmesser von ca. 0,6—1 $\mu$. Es gibt aber auch alle Übergänge zu kleineren Goniten, deren Größe zwischen 0,5 und 0,6 $\mu$ schwankt, und die neu gestaltlich Mikrogonite genannt werden sollen (cf. Figur 27). Der mechanische Vorgang der Gonitbildung dürfte folgendermaßen zu erklären sein.

Ist beim Eintritt der Mychomitose der Gonidie eine Atrophose oder wenigstens annähernd Atrophose vorhanden, so werden die Reservestoffe, die sich sonst noch vorfinden, rasch verbraucht, und da von außen keine Ernährung mehr eintritt, wird das Tochter-Mychomer während seiner Bildung zur Ernährung des Mutter-Mychomer verbraucht, während sich bei dem Teilungsvorgang gleichzeitig die beiden Teile des Mych nicht durch Ernährungszutritt zum vollen Volumen ergänzen können.

Den Beweis, daß es sich beim Kern des Gonites wirklich um ein Mychomer handelt, zeigt die Tatsache, daß bei einer genügend alten Kolonie (beim Cholera-Erreger in Zimmertemperatur und im Dunkeln nach ca. 60—80 Tagen, im Sonnenlicht oder bei Wärme usw. natürlich viel schneller), wenn alle Gonidien sich zu Goniten entwickelt haben und dann keine Gonidien mehr vorhanden sind (natürlich nur, wenn keine Sekundärkolonien vorhanden sind, oder diese auch nur noch Gonite enthalten), die Gonite auf Agar oder andere feste Nährboden ausgesät nicht mehr keimen und die von solchem Material angelegten Kulturen auf festem Nährboden völlig steril sind. Nun wird man

[1] Gonomer, von Haecker eingeführt.

einwenden, die Gonite seien nicht mehr lebende Organismen, sie seien schon völlig dem Tode verfallen. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Wie in den folgenden Abschnitten dargelegt wird, sind die Gonite vielmehr fähig, männliche und weibliche Individuen, die natürlich gleichfalls Mychomerite darstellen, nämlich Spermit und Oit zu bilden, die nach einer geschlechtlichen Vereinigung wieder typische Individuen und Kolonien der betreffenden Spezies zu bilden im Stande sind.

Viele anscheinend abgestorbene Kolonien sind daher aus Goniten zusammengesetzt.

Tatsächlich finden sich in der bakteriologischen Literatur eine überaus große Anzahl von Arbeiten und Schlüssen, die sich auf das schnelle Absterben von Bakterienkolonien beziehen, die in Wirklichkeit noch monatelang lebensfähig waren. Ja, die gesamte Bakteriologie fußt gewissermaßen auf der Ansicht, daß derartig „zerfallene", „degenerierte" usw. Kolonien nicht mehr lebensfähig sind; ich greife aus der Fülle der in einem der Kapitel des Hauptwerkes aufgeführten Momente nur die schnelle Gonitbildung im Sonnenlicht heraus, die hier, wie auch sonst immer, als Absterben gedeutet wird.

Speziell für den Cholera-Erreger erwähne ich aus der Literatur nur folgendes: Nachdem Gruber und Wiener (Arch. f. Hyg. 15. S. 241) die Ansicht vertreten hatte, daß Cholerakulturen mit zunehmendem Alter „mit erstaunlicher Schnelligkeit ihre Virulenz einbüßen" und Flügge (Zeitschr. f. Hyg. 14. S. 162) bei derartigen Erscheinungen auf eine quantitative Veränderung hingewiesen hatte, erklären dies Gotschlich und Weigang (Zeitschr. f. Hyg. 20. 1895. S. 376—396) damit, daß in den Kulturen die Zahl der lebenden Individuen mit zunehmendem Alter rapid abnimmt. Sie begründen dies auf Befunde bei Aussaaten von Cholerakulturen und Zählung der Keime. In der 44 stündigen Agar-Kultur bei 370 C. zählen sie in der einen Versuchsreihe 7,43%, in der anderen 11,7 % lebende Individuen, in der 68 stündigen Kultur sogar nur noch 0,8 % der ersten Reihe, 2,76 % der zweiten Reihe. Sie schließen aus diesen Befunden Seite 386: „Diese Abnahme ist, da die gesamte Kultur zur Zählung verwandt wurde, als absolute Verminderung der Individuenzahl aufzufassen und beruht auf dem Absterben massenhafter Individuen in der alternden Kultur." Auf Seite 388 weisen sie noch daruf hin, daß das Absterben am Rande infolge besserer Ernährungsverhältnisse weniger rasch ist, und daß bei 22 grädigen Kulturen (im Gegensatz zu 370) das Maximum der Entwicklung und damit das Absterben hinausgeschoben ist, noch mehr in Kulturen bei Zimmertemperaturen. Das Ungewöhnliche, daß eine derartige Naturerscheinung darbieten würde, erkannten wohl schon die Autoren selbst, wenn sie Seite 389 sagen: „Es gibt wohl nur wenige Beispiele in der Natur, wo wie hier Milliarden lebender Wesen in kurzer Zeit erzeugt werden, zu keinem anderen Zwecke, als um in ebenso kurzer Frist größtenteils wieder der Vernichtung anheimzufallen."

Alle diese Schlüsse basieren in Wirklichkeit auf der falschen Annahme des Todes der in den Versuchskulturen nicht gekeimten Individuen. Obige Befunde, richtig gedeutet, ergeben folgende Resultate.

Bei der 44 stündigen Agarkultur (bei 37° C.!) hat sich in der ersten Reihe 92,57 % und in der zweiten Reihe 88,3 % aller Individuen schon in Gonite verwandelt, bei der 68 stündigen Kultur sogar schon 99,2 % der ersten und 97,24 % der zweiten Reihe. Ferner bilden sich am Rande weniger schnell Gonite, weil dieser Teil, als der jüngste der Kolonie, nur Phytite, Ascite und höchstens Gonidien in der Mehrzahl enthält und die Gonitbildung noch mehr im Rückstand ist. Daß schließlich die Kultur bei 22° und mehr noch bei Zimmertemperatur weniger Gonite enthält, ergibt sich aus der langsameren Entwicklung, sowohl in der Probaenogenie wie in der Auxanogenie, aus der langsameren Reifung ohne weiteres.

Das wesentliche kurz zusammengefaßt ist somit:

Das **Gonit** ist das Mychomerit der Gonidie vor der Entwicklung zum Spermit und Oit. Es ist für sich allein nicht mehr vermehrungsfähig und stirbt ab, wenn sich keine Bedingungen für eine Kopulation einstellen.

In alten Kulturen verschwinden die Gonidien immer mehr und werden durch die Gonite ersetzt. Bei einer einmonatlichen Cholera-Kultur in Zimmertemperatur sind z. B. schon eine ganze Anzahl Gonite gebildet, im Sonnenlicht schon nach wenigen Tagen.

Der biologische Beweis, daß das Gonit kein vollwertiges Mych mehr enthalten kann, liegt in der Unmöglichkeit seiner Keimung auf festen Nährböden, auf denen, selbst wenn sich dort Geschlechtszellen entwickelten, denselben die Gelegenheit mangelt, sich nähern zu können und durch eine dann erfolgte Kopulation eine neue keimfähige Zelle (ein Mychit) zu bilden, wie es in flüssigen Nährböden (z. B. Peptonwasser) der Fall ist.

Sehr interessant ist es bei älteren Cholera-Kulturen mit Sekundärkolonien, wenn der Moment eintritt, daß die primären Kolonien nur Gonite enthalten und die sekundären Kolonien noch reichlich Gonidien neben Goniten aufweisen. In einem der beobachteten Fälle trat dies im Alter der Kolonie von 70—80 Tagen ein (bei Zimmertemperatur und ohne Lichtzutritt). Letztere keimen dann noch auf Agar, erstere nicht mehr. In anderen Fällen wurde es früher beobachtet. Häufig treten aber in älteren Kolonien Unregelmäßigkeiten auf durch Bildung von einzelnen Asciten usw., wovon man sich stets vor dem Versuch mikroskopisch überzeugen muß. Am vorteilhaftesten sind stets Gonite von Kulturen zu beobachten, bei denen Sekundärkolonie-Bildungen ausbleiben. Cholera-Kulturen, bei denen sich Gonidien und Gonite schnell bilden, so z. B. im Licht, sind meist frei von Sekundärkolonien.

Daß sich durchaus nicht alle Cholera-Kulturen gleichmäßig eignen, reine Gonitkulturen zu erhalten, ist schon durch die Tatsache bewiesen, daß auf manchen Kolonien sich sehr früh Sekundärkolonien bilden, auf manchen später, auf anderen wieder gar nicht. Die Sekundärkolonien können sich aus Phytiten oder Asciten bilden, welche bei der Gonitbildung übrig geblieben sind und den Ausgang neuer Kolonien darstellen. Auf Grund anderer Fälle erscheint es dagegen zweifellos, daß auch in der Gonitkolonie sich einzelne Gonite in geringerer oder größerer Anzahl schon zu Spermit und Oit entwickeln und Kopulation eintritt; aus diesen Individuen dürften ebenfalls in zahlreichen Fällen Sekundärkolonien entstehen. Besonders in mehr als 4 Wochen alten Kulturen wird diese Möglichkeit immer größer und ganz reine Gonitkolonien sind daher naturgemäß Seltenheiten. Das Optimum erreicht man am besten dadurch, daß man von einer ganzen Reihe verschieden alter Kulturen je eine Öse in ca. 1 ccm Peptonwasser aussät, bei 37⁰ hält und von der dritten oder vierten Stunde ab aller halben Stunden, von der sechsten ab aller Viertelstunden im hängenden Tropfen prüft, ob sich zahlreiche Spermite anfinden. Zur Sicherheit können schon die Ausgangskulturen erst im hängenden Tropfen oder im gefärbten Präparat geprüft werden, ob sich reichlich Gonite anfinden oder ob noch viel Ascite und Phytite dazwischen. Je mehr letzteres der Fall ist, um so weniger sind derartige Kulturen für die Beobachtung von Spermit und Oit geeignet. Auch Agarkulturen können zur Prüfung angelegt werden; je weniger Kolonien sich dabei bilden, um so besser ist das Ausgangsmaterial hierfür zu verwerten; der günstigste Fall, daß diese steril bleiben, ist gar nicht so selten zu erreichen und ist dann lange Zeit hierfür brauchbar.

Finden sich in den Ausgangskulturen noch zu wenig Gonite oder wird durch die Peptonwasseraussaat erwiesen, daß es sich noch meistens um Gonidien handelt, die also im Peptonwasser zu Phytiten sich entwickeln, so sind die Ausgangskulturen noch zu jung und der Versuch muß nach einigen Tagen wiederholt werden.

In sehr alten Kulturen bilden sich die Spermite im Peptonwasser zuweilen schon in 3—4 Stunden, sind aber dann meist mit vielen Phytiten und Asciten untermischt.

Wie die Lebensfähigkeit der Samen von Pflanzen und der Spermatozoen und Ova der Tiere eine außerordentlich verschiedene und zeitlich mehr oder weniger kurz begrenzt ist, so ist es auch mit der Lebensdauer der Gonite der Fall. In Kulturen, die im Dunkeln bei Zimmertemperatur aufbewahrt werden, erhalten sie sich auf Wochen bis Monate lebensfähig, während die Lebensfähigkeit bei Wärme (z. B. bei 37⁰) oder im Sonnenlicht mehr oder weniger bald Einbuße erleidet und dann nur auf Wochen oder Tage sich erstrecken kann.

## Das Spermit.

In flüssigen Nährsubstraten, z. B. Peptonwasser, entwickeln sich die Gonite des Cholera-Erregers bei 37⁰C. meist in 5—7 Stunden zum Spermit und Oit.

Ersteres ist das männliche Individuum (♂), letzteres das weibliche (♀).

Das Spermit ist durch seine außerordentlich lange und sehr kräftige Geißel zu sehr lebhafter Bewegung befähigt, die die Beweglichkeit des Phytites bedeutend übertrifft.

Als Färbung ist die gleiche wie die auf Seite 57 geschilderte am zweckmäßigsten. Hiermit ist Kopf und Verbindungsstück mit Zentriolit am besten sichtbar zu machen. Für die Geißelfärbung ist die Versilberungsmethode angewendet worden.

5—7 stündige (meist ca. 6 stündige) Peptonwasserkulturen bei 37° C. von möglichst reinen, lebenskräftigen Goniten des Cholera-Erregers zeigen im hängenden Tropfen ein überaus charakteristisches Bild[1]). Zwischen den nur schwach beweglichen größeren Kugeln der Oite jagen die winzigen Köpfchen der Spermite in intensivster Lebhaftigkeit umher. Ein solches Bild erinnert nicht im geringsten an das Bild der „typischen Cholera". Einzelne Phytite[2]) dazwischen erscheinen wie Riesen unter den Zwergen der Spermite, und ihre schon große Beweglichkeit erscheint im Vergleich zu der Lebhaftigkeit und Kraft der Bewegung des Spermites erheblich geringer.

Bei anderen Arten erfordert die Entwicklung der Gonite zu Spermit und Oit vielfach längere Zeit. Bei unbeweglichen Arten scheint der Vorgang teilweise schwieriger zu sein. So beobachtete ich bei Goniten von *Corynobacterium pseudodiphtheriticum* folgendes. Auf Agar und Serum keimten sie nicht mehr, es handelte sich somit um Reinkulturen von Goniten. Erzeugt waren die Gonite durch etwa $^1/_4$ jährige Aufbewahrung der Kultur am sonnigen Fenster. Eine 3 tägige Serumkultur blieb trotz täglichem Überlaufenlassen des Kondenswassers über die Serumfläche steril. Endlich am vierten Tage begann am Saum des Kondenswassers auf dem Serum ein wellig begrenzter krustenartiger Belag sich nach oben schnell hervorzuschieben, der eine bröckelige schwer verreibbare Masse darstellte und einen Organismus im Sphaeritstadium ergab. Anfangs erschien mir dieser Organismus als fremder Eindringling, aber durch mehrfachen täglichen Wechsel des Serumnährbodens wurde schließlich der Ausgangsorganismus erst ins Basitstadium, dann ins Phytitstadium, später in einzelnen Exemplaren bis zum Ascitstadium wieder übergeführt. Leider wurden die Vorgänge innerhalb des Kondenswassers, die sich an den Goniten vollzogen, nicht im hängenden Tropfen geprüft. Eine Wiederholung mißglückte, weil die Gonite inzwischen abgestorben waren. Eine Wiederholung des ganzen Versuches konnte wegen Zeitmangel und anderen Zielen nicht ausgeführt werden.

Wie übrigens sowohl bei Pflanzen, als auch bei Tieren S p e r m i e n mit Geißeln und ohne Geißeln vorkommen, sogar auch bei Wirbeltieren, finden sich diese Differenzen, bei denen B a l l o -

---

[1]) Sehr begünstigt wird dies öfter, wenn man diese Kultur noch ca. $^1/_2$ Stunde bei Zimmertemperatur im zerstreuten Licht aufbewahrt.

[2]) Die gewöhnlichen Stäbchen.

witz Nematospermien und Anematospermien unterscheidet, so scheinen auch bei Bakterien gewisse Befunde dafür zu sprechen, daß auch bei manchen Formen keine Ausbildung einer Geißel beim Spermit eintritt. In solchen Fällen würden wohl die Gonite sogleich die Funktion von Gameten übernehmen können und wie bei den Protozoen könnte man bei ungleicher Größe der Gameten von Mikrogameten und Makrogameten und in der primitivsten Form bei gleicher Größe der Gameten von Isogameten sprechen. Gewisse Befunde scheinen letzteres z. B. für *Micrococcus aureus* in das Bereich der Möglichkeiten rücken zu lassen. Es treten nämlich in alten Kulturen bei dieser Spezies Erscheinungen auf, die auf ein Zusammenfließen von Zytoplasma einer ganzen Anzahl von Mychiten zu deuten scheinen; in dieser unregelmäßig begrenzten Masse findet man nicht selten zwei der winzigen Mych bzw. Mychomer stärker genährt, so daß die Möglichkeit einer Kopulation innerhalb der in dieser Weise entstandenen einheitlichen Zytoplasmamasse nicht ausgeschlossen erscheint, immerhin wenigstens in Betracht gezogen werden kann.

### Die Organisation des Spermites.

Das Spermit (♂) ist das männliche Mychomerit, bestehend aus dem ausschließlich das Mychomer enthaltenden Kopf, einen unbedeutenden Zytoplasmarest (das Verbindungsstück) und der langen und kräftigen Geißel.

Der Hauptbestandteil des Spermites ist der Kopf. Er besteht nur aus dem Mychomer und ihm mangelt jede Zytoplasmahülle. Seine Länge beträgt 0,25—0,35 $\mu$. Seine Form ist mit der einer Linse zu vergleichen, nur ist die breite Seite flacher und der Umriß schwankt zwischen oval und kreisförmig. Verfolgt man längere Zeit Spermite im hängenden Tropfen, so ist deutlich zu erkennen, daß Spermite vorkommen, die einen ziemlich schlank ovalen Kopf besitzen (Figur 11). Die Spermite mit ovaler Kopfform sind jedoch seltener als die mit kreisrunder Kopfform (Figur 12).

Lange Zeit war ich über Erscheinungen von Spermitköpfen, die breiter als lang erschienen, völlig im Unklaren. Nicht selten sind solche in Figur 17 abgebildete zu beobachten; wenn man sie jedoch aufmerksam verfolgt, besitzen sie plötzlich wieder einen kreisrunden Kopf. Viele Bemühungen, eine Erklärung hierfür zu finden, waren vergebens, bis sich fast 2 Wochen später gelegentlich ein Spermit genau in der Schmalseite zeigte, als es eine Krümmung der Fläche ausführte, wie sie in Figur 16 abgebildet ist. Später beobachtete ich diese Biegungsfähigkeit des Spermitkopfes noch mehrere Male. Ob eine derartige Krümmung desselben auch nach der entgegengesetzten Seite möglich ist, konnte ich nicht beobachten.

Das Mychomer, das also ausschließlich den Spermitkopf bildet, besteht aus einer mikroskopisch ganz einheitlichen Substanz. Die Begrenzung ist scharf. Seine Länge ist 0,25—0,35 $\mu$.

Zwischen Kopf (Mychomer) und Geißel des Spermites ist ein winziges Plasmastück eingeschoben, das Verbindungsstück. Unter vergleichender morphologischer Berücksichtigung der in Figur 18—21 abgebildeten Mikrogonite, bei denen dem Mychomer nur noch ein winziger Zytoplasmarest anhängt, ist kein Zweifel vorhanden, daß es sich bei dem Verbindungsstück um den letzten Rest des Zytoplasma handelt.

Es erscheint als eine kurze, sich dem Kopf anschließenc etwas verdickte Strecke der Geißel, die hinten im gefärbten Zustande mit einem winzigen stärker rot gefärbten Körnchen abschließt. Das Verbindungsstück ist etwas nach hinten zu verjüngt. Bei stark abgeblendetem Licht ist seine Anwesenheit auch am lebenden Spermit im hängenden Tropfen zu bemerken. Es färbt sich im Vergleich zum Kopf nur sehr blaß.

Das am hinteren Ende sich findende stärker färbbare Körnchen dürfte dem Blepharoplast der Protozoen, besonders der Flagellaten entsprechen und somit käme ihm die Auslösung der Bewegungsfunktion der Geißel zu. Übrigens sind auch beim menschlichen Spermatozoen der Spiralfaden und der Schlußring im Verbindungsstück als Derivate des Centriols aufgefaßt worden (O. Jensen). In Anlehnung hieran sei dieses winzige Körnchen, dessen Größe von mir auf Grund der im folgenden Abschnitt „über die Meßbarkeit ultramikrometrischer Größen" entwickelten Methode als zwischen 0,01 und 0,02 $\mu$ ($^1/_{100000}$ und $^1/_{500000}$ mm) liegend angenommen wird, das **Centriolit** genannt. Weiteres hierüber findet sich in den folgenden Abschnitten und später im Hauptwerk.

Die im Vergleich zum Kopf außerordentlich lange Geißel besitzt eine Länge von ca. 3 $\mu$; sie ist also etwa 10 mal so lang als der Kopf. Vergleicht man diese Länge jedoch mit der Geißellänge eines Phytit (dem typischen Cholerastäbchen), so erkennt man, daß sie genau der Länge einer Phytitgeißel entspricht. Das Spermit entspricht also einem auf einen einzigen Kern fast ohne Zytoplasmarest reduzierten Stäbchen mit normaler Geißel.

Durch Versilberung ist die Spermitgeißel im Ausstrichpräparat deutlich darzustellen. Während am lebenden Phytit im hängenden Tropfen die Geißel bei starker Abblendung und sehr heller und günstiger Beleuchtung nur sehr selten einmal durch momentanes Aufblitzen dem Auge sichtbar wird — schon Migula weist auf eine derartige Sichtbarkeit der Geißel monotricher Bakterien am lebenden Objekt hin —, tritt ein ähnliches Aufblitzen der Spermitgeißel leichter einmal auf. Es erscheint fast, als ob die Geißel des Spermites, besonders im Basaldrittel, etwas dicker sei, als die des Dimychites. Wahrscheinlicher aber ist die Annahme, daß die geringeren Größendifferenzen beim Spermit zwischen Kopf und Geißel dem Auge für ein Erfassen günstiger sind, als die beim Dimychit zwischen Stäbchen und Geißel.

Über die Entstehung des Spermites aus dem Gonit sind die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen. Jedenfalls kommen besonders Gonite hierfür in Betracht, die sich durch geringere Größe auszeichnen, die Mikrogonite.

Wie Figur 18—21 zeigen, ist teilweise hier schon eine sehr starke Reduktion des Zytoplasma bemerkbar, besonders bei Figur 18. Ein prinzipieller Gegensatz zu den größeren Goniten existiert jedoch keinesfalls, da sich alle Übergänge in der Größe anfinden.

## Über die Meßbarkeit ultramikrometrischer Größen.

Bei Messungen besonders winziger Größen mit dem Okularmikrometer kommt man nicht selten in die Lage, daß die zu messende Größe zwischen 2 Teilstrichen des Mikrometers liegt. Bei großen Bruchteilen der Strecke zwischen zwei Teilstrichen wie $^1/_3$, $^1/_4$ kann man sich immerhin meist noch auf das Augenmaß verlassen. Je geringer dieser Bruchteil aber wird, um so unsicherer wird das Augenmaß im Verhältnis zum Mikrometer, um schließlich gänzlich zu versagen.

Eine Methode, eine ziemlich genaue und brauchbare direkte Messung doch noch zu ermöglichen, ist die folgende: In der direkten Umgebung der zu messenden Größe werden nicht nur alle gestaltliche Größen des Objektes, sondern auch alle zufälligen Größen, wie optische Linien, Farbbröckel, Schmutzkörner usw. möglichst genau gemessen und so genau wie nur möglich auf ein Blatt Papier in einer Vergrößerung von 1:10 000 oder 1:100 000 eingezeichnet. In diese Zeichnung wird der zu messende winzige Teil genau eingezeichnet. Bald kommt man dabei auf den Standpunkt, daß eine geringe Vergrößerung desselben zu groß im Verhältnis zur Umgebung erscheint und eine geringe Verkleinerung zu klein. Wenn diese zwei eben genannten Größen nun mit einem Millimetermaß gemessen werden, erkennt man, daß die Differenzen beider nicht bedeutend sind.

Wird nun der gleiche Vorgang an mehreren verschiedenen Objekten der gleichen morphologischen Größe (z. B. wie nachfolgend das Centriolit) vorgenommen, so entsteht ein immer mehr begrenztes und sichereres Resultat. Die direkte Millimeterabmessung auf der Zeichnung wird dabei durch die angewendete Vergrößerung dividiert.

## Das Centriolit.

Das Centriolit ist ein vom Mych abgespaltenes und abgerücktes winziges Teilstück des Mych, das karyologisch dem Centrosom (= Centriol, = Blepharoplast, = lokomotorischer oder kinetischer Kern, = Kinetonucleus, = Zentralkorn der Heliozoen, cf. Hertwig 1902, = Basalkörperchen der Trypanosomen) der Proto- und Metazoenzelle entspricht. Es besteht, wie das Mych, aus Mychin und ist daher nicht mit Methylenblau färbbar. Es ist bisher nur beim Spermit der Bakterien festgestellt. Seine Lage ist an der Basis der relativ ungewöhnlich großen und kräftigen Geißel im hinteren Ende des Verbindungsstückes. Die beste Färbung ist die mit Karbolfuchsin 1 : 10 für 2—5 Sekunden, wie es weiter oben geschildert wurde. Ob das Centriolit des Spermites

vielleicht von einer Spur einer Trophoconienhülle umgeben ist und dadurch beim Spermit sichtbar wird, während es sonst nirgends gefunden werden konnte, ist nicht wahrscheinlich. Es dürfte vielmehr diese winzige Organzelle eben im Bakterienstäbchen durch dessen umfangreicheren Körper dem Auge nicht mehr erkennbar sein.

Die Größe des Centriolit wurde auf Grund der im vorhergehenden Abschnitt angegebenen Arbeitsmethode auf zwischen 0,01 und 0,02 μ (1 Hunderttausendstel bis 1 Fünfzigtausendstel Millimeter) liegend festgestellt (für das Spermit des Cholera-Erregers).

Da für die Flagellaten die Abspaltung des Blepharoplastes vom Hauptkern sicher nachgewiesen worden ist, dürfte für eine Annahme der Abspaltung des Centriolites vom Mych nichts im Wege liegen.

### Das Oit.

Das **Oit** (♀) ist das weibliche Mychomerit. Es ist also das Bakterien-Ei. Rein gestaltlich kann man die verschieden großen Oite als Mikrooite und Makrooite bezeichnen (vgl. Figur 25—29). Das Oit besteht aus einer mehr oder weniger großen Zytoplasmakugel, bei der das wandständige Mychomer ungewöhnlich stark über die Kugelfläche herausragt und so einen auffälligen warzenartigen Höcker auf dem Oit bildet. Körperlich ist dies in Figur 22 dargestellt. Der Durchmesser des Oites ist gewöhnlich 0,6 bis ungefähr 1 μ.

Trophokonienreste sind im Zytoplasma nicht bemerkbar. Vermutlich findet die Ernährung des Oit-Mychomers auf Kosten des Zytoplasma statt, wie es ähnlich bei den Goniten der Fall sein dürfte.

Die Geißel scheint sehr schwach und kurz entwickelt zu sein, sie inseriert in der Mitte des warzenartig abstehenden Mychomerteiles.

Die Bewegungen des Oites sind meist undeutlich und, wenn deutlich bemerkbar, langsam. Wenn es vom Spermit angestoßen wird, scheinen sich neben den erheblichen Stoßwirkungen auch einzelne lebhaftere Eigenbewegungen bemerkbar zu machen. Die Bewegung findet in der Richtung des gegenüber der Geißelinsertion liegenden Poles statt und ist meist etwas taumelnd.

### Die Befruchtung.

Der geschlechtliche Vorgang zerfällt in 3 Abschnitte; diese bestehen aus: a) Aufsuchen des ♀, b) Kopulation, c) Vereinigung der Mychomer.

Während die Spermite und Oite aus dem Gonitmaterial des Cholera-Erregers bei 5—7 stündiger[1]) Kultur von Goniten in

[1]) Bei verschiedenem Gonitmaterial schwankt die Zeit meist in den angegebenen Grenzen; bei dem gleichen Material ist sie jedoch ziemlich konstant. So war bei einem der zahlreichen beobachteten Gonitmateriale dieser Zeitabschnitt immer $5^3/_4$ Stunde. Es sind daher anfangs immer Kontrolluntersuchungen nötig.

Peptonwasser bei 37° C. entstehen, schließt sich die Kopulation direkt der Bildung von ♂ und ♀ an. Daß nach weiterer 1/2 bis 1 Stunde im Brutschranke oder bei Zimmertemperatur schon bei einer sehr großen Anzahl von Individuen die Kopulation stattgefunden hat, erweist eine einfache Aussaat von einer Öse von 5 1/2—7 1/2 stündiger Peptonwasserkultur auf Agar. Hatte man als Ausgangsmaterial reine Gonitkulturen benutzt, so ist der Gegensatz überraschend. Während die direkte Aussaat des Gonitmateriales auf Agar steril bleibt, ist die 5 1/2—7 1/2 stündige Peptonwasserkultur infolge der inzwischen erfolgten Kopulation von Spermit und Oit außerordentlich lebenskräftig, so daß die anschließende Agarkultur zahlreiche sehr kräftige Kolonien aufweist.

a) Das Aufsuchen des Weibchen (Oites).

Es wurde schon erwähnt, daß in der Bewegungsart des Spermites ein Fünkchen Bewußtsein erkennbar ist. Diese psychische Tätigkeit des Bakterienmännchens soll im folgenden analysiert werden. Und zwar ist seine Bewegung nicht gleichartig, sondern läßt ein Suchen und Auswählen, also eine Zielstrebigkeit erkennen; ebenso ist die Rhythmik des Stoßens nicht gleichartig, sondern ungleichmäßig, aber doch gesetzmäßig.

Infolge der relativ außerordentlich langen und kräftigen Geißel, die etwa 10 mal so lang wie der Kopf (das Mychomer) ist, besitzt das Spermit eine im Vergleich zu anderen Erscheinungsformen der gleichen Spezies außerordentlich kräftig und schnelle Bewegungen. Blitzartig leuchtet oft die Bahn eines dahinschießenden Spermites auf. Bei schneller Bewegung ist nichts von der Gestalt erkennbar.

Verfolgt man ein einzelnes Spermit, so ist zunächst zu erkennen, daß es häufig ein Oit, das meist sehr wenig Eigenbewegung aufweist, vor sich herstößt. Bei genauerem Beobachten ist zu sehen, daß, wenn man beim Oit als Achse die zwischen Mych und entgegengesetztem Pol gedachte Linie annimmt, die jedem Stoß folgende bogenartige Fort- und Zubewegung an der Seite einen größeren Bogen beschreibt, dem Pol genähert oder am Pol selbst diese Bogen viel kürzer, dichter und schneller auf einander folgen, die Stöße anscheinend auch kräftiger geführt werden.

Figur 24 stellt dies etwas schematisch dar. Zuweilen folgen dann wieder kreisende Bewegungen um das Oit herum. Am häufigsten finden aber die Stöße an dem dem Mych gegenüberliegenden Pole des Oites statt und sie sind so kräftig, daß das Oit bei jedem Stoß des Spermites ein Stück fortgestoßen wird. Daß es sich dabei nicht um ein Ausweichen des Oites handeln kann, ergibt die Beobachtung eines nicht von einem Spermit umschwärmten Weibchen, das nur langsame unbedeutende und nie ruckweise Bewegungen auszuführen imstande ist. Allerdings zeigt das von einem Spermit umschwärmte Oit nebenbei auch noch lebhaftere Eigenbewegung, als sonst. Die Bemühungen eines Spermites um ein Oit kann man lange Zeit verfolgen.

Sehr interessant ist es, wenn, was gar nicht selten eintritt, ein Spermit an einem Dimychit oder Didimychit (an einem gewöhnlichen Cholerastäbchen) diese suchenden und stoßenden Bewegungen ausführt. Figur 23 stellt dies ebenfalls schematisch dar. Trifft es zuerst das Stäbchen vor dem Ende, so stellen die Stoßintervalle größere Bogen dar, die nach dem Pol zu immer dichter werden, dann, wenn sie sich auf der anderen Seite wieder vom Pole entfernen, wieder sichtlich größer werden und plötzlich schießt das Spermit mit blitzartiger Bewegung hinweg, um dieses Spiel in ähnlicher Weise an einem anderen Individuum fortzusetzen. Häufig geht dabei das Spermit bei dieser heftigen Fortbewegung dem Auge verloren, zumal es dann häufig in eine andere Gesichtsebene gelangt ist. Ist das folgende Individuum wieder ein Stäbchen, so wiederholt sich ein ähnliches Verhalten. Trifft es gleich an den Pol, so stößt es einige Male kräftig gegen denselben, um dann den zweiten Teil des geschilderten Verlaufes der Bewegungsfolge einzuhalten. Oft wendet es sich auch schneller einem anderen Objekte zu. Hat sich so ein Spermit ein oder mehrere Male mit je einem Stäbchen beschäftigt und trifft dann ein Oit an, so bemerkt man ein ganz anderes Verhalten. Hier findet dieses baldige Forteilen nicht statt, sondern hier folgt beharrlicher Wechsel von Umkreisen des Oites und Stoßen auf dasselbe, besonders von der der Geißelinsertion gegenüberliegenden Polseite aus. Nicht selten wird auch ein Oit in äußerstem schnellem Lauf mehrfach hintereinander umkreist. Häufig wird dieses Bemühen des Spermites um ein Oit von Ruhepausen unterbrochen, in denen die Form des Spermites im Leben leicht beobachtet werden kann und auch die Messungen auszuführen sind. Diese Ruhepausen können sehr kurze Zeit, wenige Momente, andauern oder selbst Minuten lang. Bei den Stoßbewegungen ist übrigens die Körperform des Spermites ebenfalls deutlich zu erkennen, während bei dem blitzartigen Wegwenden nichts von einem Körper erkennbar ist und nur die Bahn sternschnuppenartig aufblitzt und dann meist bald durch Eintritt in eine andere Gesichtsebene dem Auge verschwindet. Selten nur erkennt man dabei eine ganze häufig weit über das Gesichtsfeld verlaufende Bahn.

### b) Die Kopulation.

Zur Beobachtung der Kopulation ist es am vorteilhaftesten, ein winziges ganz flach ausgestrichenes Peptonwassertröpfchen als hängenden Tropfen zu benutzen. Der Abschluß mit Vaseline muß natürlich vollständig sein. Dagegen ist eine Erwärmung nicht nötig, da die Spermite sowohl bei 37° als auch bei Zimmertemperatur gleichmäßig lebhaft sind. Die Abblendung mittelst Irisblende muß, wie bei allen diesen subtilen Untersuchungen, so stark sein, wie es nur irgend möglich ist.

Nach langem vergeblichen Bemühen glückte es mir später einige Male, den ganzen Verlauf der Kopulation zu beobachten.

Bei einem der kräftigen Stöße, die aus dem der Geißelinsertion gegenüberliegenden Pole stattfinden, entfernt sich das Spermit

nicht sogleich wieder, sondern haftet plötzlich fest. Gleichzeitig führt es sehr heftige schüttelnde Bewegungen aus. Bis zu diesem Punkte sind die geschilderten Vorgänge nicht allzuselten zu beobachten. In diesem Augenblicke verschwindet aber meist durch die hervorgerufene intensive Bewegung das Objekt aus der Gesichtsebene. Es ist so ein Geduldspiel eigener Art, immer wieder derartige Vorgänge aufzuspähen, bis die weitere Beobachtung glückt.

Nach einigen durch winzige Zeitabschnitte unterbrochenen derartigen Schüttelperioden streckt sich das Oit eiförmig in die Länge, gleichsam als wolle sich das Mychomer des Oites entfernen, sei es, daß das Oit mittelst Geißelbewegung sich dabei rückwärts bewegt, sei es, daß die Annäherung des männlichen Mychomers eine abstoßende Wirkung auf das weibliche Mychomer ausübt. Erst nach dieser ellipsoiden Streckung des Bakterienoites folgt eine Vereinigung von Spermit und Oit, bezüglich ein Eindringen des Spermitmychomer in das Zytoplasma des Oites. Über das Verbleiben der außerordentlich kräftigen, zuweilen wenigstens zum Teil sichtbaren Spermitgeißel konnte nichts festgestellt werden.

Es ist zweifelhaft, ob bei dem Suchen des Spermites eine Chemotaxis mitwirkt. Jedenfalls würde nur die Annahme einer chemotaktischen Beeinflussung nur in Form einer Anlockung berechtigt erscheinen. Eine rein mechanische Anziehungskraft etwa dabei annehmen zu wollen, dürfte bei der komplizierten Art der Bewegung, wie sie vorstehend geschildert wurde, ausgeschlossen sein. Allein die Tatsache, daß das Spermit zuweilen sich einem fernerliegenden Stäbchen suchend zuwendet und am näherliegenden Oit vorbeihuscht, würde einer solchen Annahme widersprechen.

Anfangs deuchte mir in dem Befunde, daß der Eintrittspunkt des Spermites in das Oit an dem entgegengesetzt zum Mychomer des Oites (und der Geißelinsertion) gelegenen Pole sich befand, eine falsche Beobachtung oder ein Widerspruch zu liegen, da ja zu einer Vereinigung der beiden Mychomere jeder andere Weg als der nähere und bequemere erschien. Da sich aber immer wieder die gleichen Befunde wiederholten, versuchte ich zunächst in der Literatur ähnliche Erscheinungen aus einem anderen Gebiete der lebenden Natur aufzufinden.

Da im allgemeinen die Kerne der Eizellen im Zentrum liegen oder wenigstens nicht wandständig sind, kommt eine derartige Frage selten in Betracht. Dies ist jedoch der Fall bei den Eiern von gewissen Krebsen, z. B. den Zyclopiden, bei denen der Eikern ebenfalls wandständig ist. Hier ist denn auch tatsächlich festgestellt worden, daß ebenfalls das Spermatozoon an dem Gegenpole zum Kern in die Eizelle eindringt und sich durch das Zellplasma hindurch seinen Weg zum Eikern bahnt. Tatsächlich wäre ja auch von außen her eine so innige Berührung der beiden elterlichen Halbkerne (Gonomeren), wie sie innerhalb des Zytoplasma der Eizelle möglich und zu einer Vereinigung erforderlich ist, gar nicht denkbar.

Die im folgenden Abschnitte niedergelegten Befunde bestätigen nun auch für die Bakterien auf zytologischem und karyologischem Wege, daß eine Vereinigung der beiden elterlichen Halbkerne (Mychomere) innerhalb des Zytoplasmas stattfindet.

Übrigens dürfte in der Bildung des Empfängnishügels, einer winzigen Vorwölbung, die sich beim Eindringen des Spermatozoon in die Eizelle bei manchen Tieren bildet, ein Parallelismus zur ellipsoiden Streckung des Bakterien-Oites zu erblicken sein.

c) Die Vereinigung der Mychomere.

Zur Feststellung des karyologischen Vorganges der Amphigonie der Bakterien ist Gonitmaterial in Peptonwasser gebracht und 5—7 Stunden einer Temperatur von 37° C. auszusetzen und dann noch $^1/_2$—1 Stunde in Zimmertemperatur aufzustellen. Die Ausstriche sind in gleicher Weise äußerst dünn auszuführen und nur mit schwacher Karbolfuchsinlösung (1 : 10) zu färben, wie das schon geschildert wurde.

Da anscheinend die Vereinigung der beiden elterlichen Halbkerne (Mychomere) nach Eindringen des Spermites in das Oit-Zytoplasma sehr schnell eintritt, ist auch beim Suchen von Spermitmychomeren im Oit-Zytoplasma eine erhebliche Geduld zu entwickeln. In Figur 25—27 sind einige solcher Bilder bei Mikro-Oiten, in Figur 28—29 bei Makro-Oiten dargestellt. Meist ist das Spermitmychomer mehr oder weniger stark kleiner als das Oitmychomer. Figur 25, 26 und 28 stellen den Vorgang kurz nach dem Eindringen des Spermites dar, bei Figur 27 ist zugleich die Annäherung an das Oit-Mychomer infolge der Kleinheit des Mikro-Oites eingetreten. Figur 29 schließlich stellt den Moment kurz vor der Vereinigung beider Mychomere dar. Gerade dies letzte Beispiel zeigt deutlich, daß es sich keineswegs etwa nur um Teilungserscheinungen handeln kann. Abgesehen davon, daß bei Teilungserscheinungen die Mych ohne Trophokonienhülle stets gleichgroße sind, hier aber das Mychomer des Spermites meist kleiner ist als das des Oites, stellt sich das Bild der Mychomitose ja ganz anders dar. Bei dieser rücken die beiden Tochter-Mych erst weit auseinander, bevor der verbindende Strang, der Mychomit, reduziert wird. Hier aber, bei der Vereinigung der beiden Mychomere platten sich bei der Annäherung beide stark gegeneinander ab, ehe eine Vereinigung eintritt (Figur 29). Auch Bilder, die die erste Berührung beider darstellen, wurden beobachtet.

Auch die hier gegebenen Abbildungen stellen ausschließlich genaue Wiedergaben beobachteter Erscheinungen dar, bei denen stets möglichst genaue Messungen vorgenommen wurden.

Der Durchmesser des Spermit-Mychomer ist, wie schon erwähnt, meist kleiner als der des Oit-Mychomer. Im Vergleich

zum Spermitkopf ist natürlich das nicht mehr sehr flach linsenförmige, sondern im Oit-Zytoplasma eine Kugelform annehmende Spermit-Mychomer viel kleiner; sein Durchmesser steigt bis höchstens 0,25 $\mu$, beträgt meist etwa 0,2 $\mu$ und geht sogar zuweilen (vgl. Figur 28) noch unter 0,2 $\mu$ hinunter.

### Einige Worte zur Nomenklatur.

Vergleichend morphologische scharf begrenzte Begriffe, die für eine verständliche Diskussion unentbehrlich sind, erheben die Bakteriologie zu einer vergleichend morphologischen Disziplin. So machte sich naturgemäß die Schöpfung einer ganzen Reihe Termini erforderlich, die ja wohl manchen anfangs von einem Versuch, in diese Materie einzudringen, abschrecken mögen. Aber das Wesen erkannter Begriffe kristallisiert als Name aus. Ohne eine scharfe vergleichend-morphologische Nomenklatur ist es unmöglich, eine klare Vorstellung vom Wesen der Organismen zu erlangen. Wie diese Nomenklatur im Fortschreiten des Erkennens entstanden ist und als unerläßlich zum vollen Verständnis erkannt wurde, so wird auch derjenige, der in das Verständnis der ganzen Cyklogenie eingedrungen ist, die Überzeugung von ihrer Erforderlichkeit erlangen. Der Aufbau der Nomenklatur, der sich erst mit dem Abschluß der ganzen Arbeit zu dieser denkbar möglichen Vereinfachung entwickelt hat und somit reiflich durchdacht ist, besitzt weitgehende organische Beziehungen zu ihrer Bedeutung in morphologischer und biologischer Hinsicht und resultiert aus der Synthese nur ganz weniger Worte. Zu diesem Zwecke mußten naturgemäß als Termini für die morphologischen Grundelemente kurze, möglichst einsilbige Worte gewählt werden, um bei den morphologisch komplizierten Begriffen nicht gar zu lange Worte in Erscheinung treten zu lassen. Für den etymologischen Aufbau wird das Hauptwerk jeden erforderlichen Aufschluß geben. An dieser Stelle sei nur das eine erwähnt, daß der Terminus für den Urkern: das Mych von „τὸ μυχόν = das Innerste" abgeleitet wurde, das als einsilbiges Wort den Ausgangspunkt für die meisten zusammengesetzten Begriffe darstellt, deren Ableitung meist ohne weiteres erkennbar ist.

Berlin-Karlshorst, 10. September 1917.

---

### Tafelerklärung.

Fig. 1—10. *Microspira comma* Schröt. 1886. (Cholera-Erreger.) Histogenese des Gonites aus der Gonidie. Vergr. 10 000 : 1.

Fig. 11—17. *Microspira comma* Schröt. 1886. (Cholera-Erreger.) Spermite.

Fig. 11. Von der Breitseite aus; vollständig. Ovale Kopfform. Vergr. 10 000 : 1.

Fig. 12. Von der Breitseite aus; vollständig. Kreisrunde Kopfform. Vergr. 10 000 : 1.

Fig. 13. Von der Schmalseite aus; vollständig. Vergr. 10 000 : 1.

Fig. 14. Von der Breitseite aus; Geißel unvollständig. Vergr. 50 000 : 1.
Fig. 15. Von der Schmalseite aus; Kopf ungekrümmt. Geißel unvollständig. Vergr. 50 000 : 1.
Fig. 16. Von der Schmalseite aus; Kopf gekrümmt. Geißel unvollständig. Vergr. 50 000 : 1.
Fig. 17. Von der Breitseite aus; Kopf gekrümmt. Geißel unvollständig. Vergr. 50 000 : 1.
Fig. 18—21. *Microspira comma* Schröt. 1886. (Cholera-Erreger.) Mikrogonite. Vergr. 10 000 : 1.
Fig. 22. *Microspira comma* Schröt. 1886. (Cholera-Erreger.) Oit. Körperlich gezeichnet. Vergr. 10 000 : 1.
Fig. 23. *Microspira comma* Schröt. 1886. Didimychit (gewöhnliches Cholerastäbchen) mit der Bewegungskurve eines Spermites gegen dasselbe. Vergr. 10 000 : 1.
Fig. 24. *Microspira comma* Schröt. 1886. Oit mit der Bewegungskurve eines Spermites gegen dasselbe. Vergr. 10 000 : 1.
Fig. 25. *Microspira comma* Schröt. 1886. (Cholera-Erreger.) Mikro-Oit mit Mychromer des Spermites. Vergr. 10 000 : 1.
Fig. 26. Desgl., ein anderes Exemplar derselben Erscheinung. Vergr. 10 000 : 1.
Fig. 27. Desgl., sehr kleines Mikro-Oit mit dem Mychomer des Spermites. Vergr. 10 000 : 1.
Fig. 28. Desgl., Makro-Oit mit dem Mychomer des Spermites. Vergr. 10 000 : 1.
Fig. 29. Desgl., Makro-Oit mit dem Mychomer des Spermites kurz vor der Vereinigung. Vergr. 10 000 : 1.

# Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera.*

Von

**Casper van Overeem.**

(Mit Tafel II bis VII und 2 Abbildungen im Text.)

## Vorwort.

Beim Abschluß meiner Studien danke ich denjenigen, welche zu meiner wissenschaftlichen Bildung beigetragen haben. An erster Stelle nenne ich hier die Professoren der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Amsterdam, insbesondere meinen Lehrer, Prof. Hugo de Vries, auf dessen Anraten ich meine *Oenothera*-Untersuchungen anfing. Mit großer Liebenswürdigkeit hat er mir immer alles, was ich für meine Untersuchungen brauchte, zur Verfügung gestellt und an dieser Stelle danke ich ihm herzlich dafür. Daß die Resultate meiner Arbeit vielleicht nicht immer mit seinen Ansichten übereinstimmen, wird von der großen Evolution, welche in den letzten Jahren im *Oenothera*-Problem stattgefunden hat, verursacht. Diese zwang mich auch, die Tatsachen schärfer einander gegenüber zu stellen.

Zweitens nenne ich hier die Professoren der philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Besonders danke ich hier Herrn Prof. A. Ernst für seine Ratschläge beim Abschluß meiner Arbeit. Seine kritischen Betrachtungen über die *Oenothera*-Fragen sind für die Zusammenstellung meiner Resultate sehr wichtig gewesen. Herrn Prof. Hans Schinz danke ich hier herzlich für seine Unterstützung meiner mykologischen Arbeiten.

Auch diejenigen, welche mich bei meinen Versuchen unterstützten, darf ich hier nicht vergessen. Meinem Bruder, Corn. van Overeem, danke ich für die Herstellung der zytologischen Präparate, meinem Vater für das Verfertigen zahlreicher photographischer Abbildungen, meinem Freund K. Boedyn für seine Hilfe bei der Kultur der Pflanzen und meiner lieben Frau für ihre Unterstützung bei der Herstellung der ganzen Arbeit.

Zürich, Juli 1920.

# Inhaltsübersicht.

Amicus Plato
sed magis amica veritas
(Aristoteles).

## Einleitung.

Das *Oenothera*-Problem hat sich im Laufe der Jahre zu einem der wichtigsten Probleme der Erblichkeitslehre entwickelt und diese gewissermaßen beherrscht. Waren die *Oenotheren* ursprünglich die Stütze der Mutationstheorie von de Vries, so hat sich durch die Untersuchungen von Renner die Sachlage geändert, aber ohne daß die *Oenotheren*-Forschung an Umfang und Interesse eingebüßt hätte. Im Gegenteil ist in den letzten Jahren ein starkes Wiederaufleben dieses Problems zu konstatieren.

Mit der *Oenotheren*-Forschung sind vor allem drei Namen verknüpft: de Vries, Davis und Renner. De Vries war der erste, der *Oenotheren* in Kultur nahm, und die Erscheinungen, welche er dabei beobachtete, bilden in der Hauptsache den experimentellen Teil seiner Mutationstheorie (473). Schon bald wurden die Ansichten von de Vries bestritten, und unter seinen Gegnern steht der amerikanische Forscher Davis an erster Stelle. Davis Arbeiten zum *Oenotheren*-Problem bewegten sich sowohl auf dem Gebiete der Zytologie wie auf dem der Erblichkeitslehre. Er vermutete in dem Verhalten der *Oenotheren* Erscheinungen der Bastardspaltung. Sein wichtigstes Ziel war, *Oenothera Lamarckiana* experimentell durch Bastardierung herzustellen und an diesem Problem hat er viele Jahre ununterbrochen gearbeitet (83, 84, 90, 98, 99). Endlich gelang es Renner, gewisse bis dahin unverständliche Erscheinungen bei den *Oenotheren* aufzuklären durch seine Entdeckung der Komplexheterozygotie (377), welche man als einen Markstein in der Geschichte der experimentellen Erblichkeitslehre betrachten darf.

Manche diesbezüglichen Beobachtungen finden sich zwar schon bei de Vries selbst, aber als vereinzelte Tatsachen ohne irgendwelchen Zusammenhang. Erst Renner ist es durch die Entdeckung der tauben Samen gelungen, das Tatsachenmaterial zu einem Ganzen zu verarbeiten, und er hat dadurch dem ganzen *Oenotheren*-Problem eine neue Richtung gegeben. Jetzt kann man nicht mehr umhin, die sämtlichen *Oenotheren* als Bastardarten zu betrachten, und diese Formen, die früher die Stütze der Mutationstheorie waren, bilden nunmehr eine wichtige Grundlage der Kreuzungstheorie von Lotsy[1]).

---

[1]) Lotsy, J. P., La théorie du croisement. Arch. néerl. d. Sci. ex. et nat., III, B. 2, 1914, p. 1—61.

Eine Erscheinung, welche Renner in seinen Untersuchungen nicht berührt hat, ist die Bildung von Formen mit abweichender Chromosomenzahl. Diese Fähigkeit ist bei den *Oenotheren* weit verbreitet. Bei den meisten Arten, welche bis jetzt kultiviert worden sind, hat man die Bildung solcher Formen feststellen können. Unter ihnen treten die *gigas*-Formen stark in den Vordergrund. Zahlreiche Abhandlungen wurden diesen Formen gewidmet, die nach de Vries die einzigen Beispiele progressiver Mutation bei der Gattung *Oenothera* bilden. Unter denjenigen, welche sich mit dem Studium dieser Formen beschäftigt haben, sind besonders die amerikanischen Forscher Gates und Fräulein Lutz zu nennen. Sie entdeckten zum ersten Male bei verschiedenen Formen eine abweichende Chromosomenzahl (131, 293). Dies führte sie dazu, den abweichenden Habitus der betreffenden Formen auf die Anwesenheit der überzähligen Chromosomen zurückzuführen, in Übereinstimmung mit den Resultaten anderer Untersuchungen auf diesem Gebiete. De Vries hat sich in den meisten seiner Publikationen dieser Meinung angeschlossen (505). Von Stomps ist sie bestritten worden, ohne daß es ihm gelungen wäre, ein einziges beweiskräftiges Argument dagegen anzuführen.

Seitdem Renners Hypothesen die meisten der de Vriesschen Mutanten als Mendelsche Neukombinationen aufzufassen gestatten, wurde die Frage dringend, wie die Formen mit abweichenden Chromosomen aufzufassen sind. Die Abhandlung von Winkler[1]) über *gigas*-Formen von *Solanum* hat den richtigen Weg gewiesen. Seine Schlüsse lassen sich auch auf diese Formen bei *Oenothera* übertragen. Durch den Ausweg, diese Formen schlechthin Mutationen zu nennen, ist die Frage nicht gelöst.

Das Vorkommen von Formen mit abweichender Chromosomenzahl ist nicht nur von de Vries, sondern auch von anderen Forschern nicht oder doch zu wenig berücksichtigt worden. Sogar in den Versuchen von Heribert Nilsson (228, 232), welche sich durch genaue Beobachtung auszeichnen, ist diesen Erscheinungen nicht Rechnung getragen worden. Darauf hat Davis (100) schon hingewiesen. Diese Formen sind meistens im Zusammenhang mit den übrigen „Mutanten" behandelt worden. Sie bilden aber eine ganz getrennte Gruppe und haben weder mit den anderen Mutanten, noch mit den Mendelschen Spaltungen etwas zu schaffen. Ihr Auftreten ist ja bedingt durch die Bastardnatur ihrer Eltern, ist aber eine indirekte Folge davon.

Bei den *Oenotheren* ist ein enges Zusammengehen von experimenteller Forschung und zytologischer Untersuchung notwendig. Für das Verständnis der erblichen Erscheinungen wäre es nötig, von jeder neu aufgetretenen Form die Zahl der Chromosomen

---

[1]) Winkler, H., Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot., VIII, S. 417—531, Tafel IV bis VI, 17 Textabb.

zu untersuchen. Viele Arbeiten, welche sich mit diesen abweichenden Formen beschäftigt haben, sind jetzt durch das Unterbleiben einer zytologischen Prüfung ganz wertlos.

Eine zusammenfassende Untersuchung der Formen mit abweichender Chromosomenzahl, welche von de Vries als Mutanten beschrieben worden sind, ist notwendig geworden, und in dieser und einer folgenden Abhandlung soll versucht werden, eine solche zu geben. Den Kern bilden Versuche mit triploiden Pflanzen, aber auch die anderen abweichenden Formen wurden so viel wie möglich zur Untersuchung herangezogen. Die Angaben in der Literatur und meine eigenen Untersuchungen haben es möglich gemacht, auch eine Erklärung für die Entstehung von Formen mit abweichender Chromosomenzahl zu geben, wodurch sie ihre Bedeutung als echte Mutationen verlieren.

So hat sich auch für diese Seite des *Oenothera*-Problems eine befriedigende Lösung finden lassen, welche in guter Übereinstimmung mit den anderen Resultaten steht.

Für zytologische Bearbeitung ist das *Oenothera*-Material wenig geeignet. Die Chromosomen sind klein und wenig in Form und Größe verschieden. Der Nachweis von Form- und Größenunterschieden aber wäre notwendig, um einen Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Habitus mit Hilfe der Individualität der Chromosomen aufzuzeigen. Nur in einzelnen Fällen ist dies gelungen. Dagegen gibt es ein so großes Tatsachenmaterial, welches diesen Beweis indirekt bringt, daß man diesen Zusammenhang als feststehend betrachten darf.

Im Verlaufe meiner Untersuchungen wurde von ungefähr 600 Pflanzen die Chromosomenzahl festgestellt. Sehr verschiedene Zahlen sind gefunden worden (zwischen 14 und 36). Viele Erscheinungen, welche hierbei zu beobachten waren, findet man schon in den Abhandlungen von Gates und Fräulein Lutz. Hier ist besonders versucht, eine Übersicht über diese Erscheinungen zu geben. Weiter sind ganz zufällig in meinen Kulturen ein paar Formen aufgetreten, die von einer ganz neuen Seite Argumente für die Bastardnatur von *Oenothera Lamarckiana* ergeben. Die Versuche mit diesen Formen sind noch nicht als vollständig abgeschlossen zu betrachten. Sie werden in einer später erscheinenden Abhandlung besprochen.

Da wird auch eine Übersicht der umfangreichen Literatur gegeben.

## Methoden.

### a) Die Kultur.

Bei der Kultur wurden immer die Methoden von de Vries[1]) angewendet. Sie stützen sich auf lange Erfahrung und sind im Laufe der Jahre noch sehr von ihm verbessert worden. Aber es sei darauf hingewiesen, daß sie auch jetzt noch nicht ganz ein-

[1]) Gruppenweise Artbildung, S. 21—29.

wandfrei sind. Eine der wichtigsten Anforderungen der *Oenothera*-Kultur ist das Aufziehen aller keimhaltigen Samen. Zwar ist in den letzten Jahren durch viele Verbesserungen dieser Anforderung besser Rechnung getragen worden, aber noch immer wurde dieser Mangel nicht ganz beseitigt. Davis (95) hat versucht, eine neue einwandfreie Keimmethode anzuwenden, aber für große Kulturen ist sie wenig geeignet. Zweitens ist es von großer Wichtigkeit, die Pflanzen einjährig zu züchten. Dafür ist eine bestimmte, für die Pflanzen sehr günstige Kulturmethode notwendig.

Die *Oenothera*-Samen sind infolge ihrer Größe und des Fehlens lästiger Anhänge bequem zu behandeln. In den Versuchen wurde fast ausschließlich mit *Lamarckiana* oder *biennis* gearbeitet, und von Samen dieser beiden Arten ist hier nur die Rede.

Die Samen sind eckig mit mehr oder weniger hervorragenden Kanten. Sie sind etwas kegelförmig, oben breit und stumpf zugespitzt, unten etwas verschmälert und stumpf abgeschnitten. Diese Form ist am häufigsten, aber es gibt auch viele Abweichungen. Manchmal sind sie stark abgeflacht, so daß man glauben könnte, taube Samen vor sich zu haben. Diese abweichenden Formen haben aber bei *Lamarckiana* mit tauben Samen nichts zu schaffen. Sehr große und wohlgeformte Samen sind oft leer, was man beim Feststellen der Keimkraft beobachten kann. Die eckigen unregelmäßigen Formen entstehen dadurch, daß die Samen in den Früchten ohne oder mit sehr kleinen Zwischenräumen dicht aneinander gedrängt sind. Die Farbe ist braun, wechselt aber bei verschiedenen Arten und Formen: bei *Lamarckiana* ist sie dunkelbraun, bei *biennis* mehr rotbraun und bei *Lamarckiana gigas* schwarzbraun.

Von de Vries (455, 513) sind die Keimung der *Oenothera*-Samen und die Erscheinungen, welche sich dabei beobachten lassen, ausführlich beschrieben worden.

Schon Brandza (53—55) und später auch Kayser (257) haben gefunden, daß die Samenschale bei *Oenothera* von den Integumenten gebildet wird. Brandza gibt an, daß auch das Nucellusgewebe sich hieran beteiligt, aber dies ist nicht richtig.

Die Samenschale bei *Oenothera* (Tafel IV a) ist zusammengesetzt aus zwei Schichten, einer für Wasser leicht durchlässigen, äußeren Schicht (A I), gebildet vom äußeren Integument, und einer sehr harten, dünneren Innenschicht (I I), gebildet vom inneren Integument. An der Innenseite dieser letzteren Schicht findet man die häutigen Reste des Nucellusgewebes (a N). Dieses beteiligt sich nicht an der Bildung der Samenschale. Die äußere Schicht setzt sich wieder aus verschiedenen Komponenten zusammen. Die ursprüngliche Epidermis des äußeren Integumentes differenziert sich in zwei Schichten: eine äußere Schicht, welche ihren epidermalen Charakter beibehält, und eine innere Schicht, die direkt der harten Schicht anliegt und umgebildet ist in farblose, regelmäßig polyedrische Zellen mit körnigem Inhalt (a A I).

Zwischen diesen beiden Schichten findet sich ein Gewebe von dickwandigen dunkelbraunen Zellen mit großen Intercellularen. Nach Claudel (70) ist das dunkelbraune Pigment dieser Zellen beständig gegen Säuren und Alkohol, wird aber von Alkalien leicht angegriffen.

Die Innenschicht ist für Wasser schwer durchlässig und außerordentlich hart. Sie wird ausschließlich vom inneren Integument gebildet. In den jungen Samenknospen besteht dieses nur aus zwei Schichten stark abgeflachter Zellen. Nur in der Nähe der Micropyle ist es mehrere Zellen dick (Tafel IV b). Die äußere dieser Schichten nimmt im Laufe der Entwicklung Faserstruktur an (Tafel IV d). Die Fasern sind dickwandig und besitzen in ihrer ganzen Länge spaltförmige Tüpfel. Die innere Schicht ist aus langgestreckten, dünnwandigen Zellen aufgebaut, welche ein braunes körniges Pigment enthalten (Tafel IV e). Diese Schicht bildet wahrscheinlich das größte Hindernis für das Eindringen des Wassers. Öffnungen oder Tüpfel wurden hier nicht gefunden. Vielleicht kann das Wasser nur an der Stelle der Micropyle oder der Chalaza eintreten. Die Faserschicht könnte eine Rolle spielen bei der Leitung des Wassers. Nach de Vries sollen in der harten Schicht Spalten vorkommen, aber nach den anatomischen Verhältnissen ist dies nicht ohne weiteres anzunehmen. Jedenfalls scheint die anwesende Luft das Eindringen des Wassers zu verzögern oder zu verhindern. So läßt sich das Verhalten der harten Samen erklären, deren Prozentsatz durch die Einpumpmethode von de Vries (513) bis auf ein Minimum reduziert worden ist.

## Die Aussaat.

Um einjährige Pflanzen zu bekommen, ist es günstig, schon früh mit der Aussaat anzufangen, Mitte oder Ende Februar. Gesät wurde in quadratische oder rechteckige Tonschalen, welche mit einem Gemisch von Sand und Moorerde gefüllt waren. Auch feingesiebter Torfmull ist für diesen Zweck geeignet. Sie wurden einige Stunden in einem Glyzerinofen sterilisiert (bis 100° C). Zwar genügt diese Temperatur nicht für das Abtöten vieler Bakteriensporen, aber Schimmelarten und Unkräuter gehen sicher zugrunde. Ohne Sterilisieren können von früheren Jahren zurückgebliebene *Oenotheren*-Samen die Versuche ganz wertlos machen. Die Sterilisation der Keimschalen darf keinesfalls unterbleiben.

Die Samen wurden jetzt in Glasröhrchen mit flachen Boden gebracht, welche zur Hälfte mit Wasser gefüllt waren. In diesen Röhrchen blieben sie zwei bis drei Tage im Autoklaven unter einem Druck von 6 bis 8 Atmosphären. Die Resultate und Vorteile dieser Methode sind schon von de Vries (513) ausführlich beschrieben worden. Dann wurden die Samen aus den Röhrchen genommen, zwischen zwei Tüchern gut getrocknet und in den Keimschalen so regelmäßig wie möglich ausgestreut.

Die Keimschalen kamen dann in Keimmulden mit konstanter Temperatur. Einige Zeit nachher, nachdem die Keimung erfolgt war, wurden sie in ein Treibhaus gestellt. Täglich wurde zweimal begossen.

Schon bei der Keimung waren viele Eigentümlichkeiten zu beobachten. Manche Arten und Kreuzungsprodukte keimten leicht und regelmäßig, andere nur nach einiger Zeit oder sehr unregelmäßig. Auch das Anheften an den Boden gelang den verschiedenen Formen längst nicht gleich gut. Es gab sogar einen Bastard, dessen Keimlinge ihre Kotylen nicht oder sehr schwer von der Samenschale loslösen konnten, so daß viele erstickten.

In dieser ersten Entwicklungsperiode können die Kulturen noch stark geschädigt werden durch das Auftreten der gefürchteten Keimpflanzenkrankheit, verursacht von *Pythium de Baryanum*. Der Pilz greift den basalen Teil des Hypocotyls an, wodurch die Keimlinge umfallen.

### Das Pikieren.

Einige Wochen später, wenn die Sämlinge 5—6 Paar Blätter gebildet hatten, wurden sie pikiert. Sie kamen jetzt in hölzernen Pikiermulden in regelmäßige Reihen zu stehen. Gedüngt wurde mit Knochenmehl und trockenem Kuhmist. So blieben die Pflanzen im Treibhaus stehen bis zum Auspflanzen ins Freie.

### Das Auspflanzen.

Dieses erfolgte Anfang Mai in den Versuchsgarten in gut umgearbeiteten und reichlich gedüngten Boden. Die Anordnung war sehr regelmäßig, so daß der Platz jeder Pflanze genau anzudeuten war. Dabei wurde Sorge getragen, die Wurzeln so wenig wie möglich zu beschädigen. Das Abbrechen der Pfahlwurzel hat oft zur Folge, daß eine Pflanze zwei- statt einjährig wird. Besonders bei *Oenothera biennis* und *Oenothera Lamarckiana gigas* spielt dies eine wichtige Rolle. Während der Entwicklung der Rosetten wurden die Pflanzen zu wiederholten Malen stark begossen, wodurch das Wachstum sehr befördert wird.

### Weitere Behandlung.

Während der Stengelbildung, die bei den verschiedenen Arten zu verschiedenen Zeitpunkten und in meinen Kulturen manchmal sehr unregelmäßig stattfand, war es nötig, die Pflanzen an Bambustöcken aufzubinden, weil nach der Methode von de Vries die Seitenäste abgeschnitten werden und die Pflanzen dadurch viel an Festigkeit einbüßen. Die Untersuchungen von Honing (243) haben gezeigt, daß man dann eine bessere Samenbildung bekommt. Dieser Zustand ist aber für die Pflanze anormal und viele andere Forscher (z. B. Davis, Lotsy) befolgen, nach ihren Abbildungen zu urteilen, diese Methode nicht. Für meine Pflanzen war sie notwendig, weil die Samen-

bildung bei vielen dieser abweichenden Formen gering ist. Von den *gigas*-Rosetten wurden bei üppiger Entwicklung stets viele Blätter weggeschnitten, wodurch das Schießen befördert wird. Nach der Stengelbildung wurde das Begießen eingestellt.

Gefährlich für die ausgewachsenen Pflanzen ist noch *Botrytis cinerea*. Besonders *Oenothera grandiflora* ist gegen diesen Schimmelpilz sehr empfindlich. Er ist als Saprophyt sehr häufig auf den absterbenden und faulenden Blättern der Rosetten, kann aber später während der Fruchtbildung auch den lebenden Stengel angreifen, so daß dieser an der Basis durchfault und die ganze Samenernte verloren geht. Im Inneren des Stengels kann man dann oft die pfefferkorngroßen schwarzen Sklerotien antreffen.

### Die künstliche Bestäubung.

Bei der künstlichen Bestäubung wurde jede Blüte für sich mit einer Pergamenttüte umhüllt, welche unten mit einem umsponnenen Kupferdrähtchen zugebunden wurde. Diese Methode ist schon früher von de Vries (482) ausführlich angegeben worden. Auch die autogamen Arten (*biennis*, *bienniformis* und *de Vriesii*, letztere beide von mir neugewonnene Formen) wurden auf diese Weise behandelt, weil eine Fremdbestäubung auch hier nicht ganz ausgeschlossen ist, was auch heute noch manchmal übersehen wird. Bei Kreuzungen wurden an der Mutterpflanze die Staubfäden vor dem Öffnen der Staubbeutel entfernt und bei jeder künstlichen Bestäubung wurden die Instrumente (Pinzette usw.) erst mit absolutem Alkohol steril gemacht. Große Pergamentbeutel, welche eine ganze Traube umschließen, wurden niemals benützt, denn hier ist ein vollkommener Abschluß nicht möglich, und kleine Insekten können leicht hineinkriechen. Auch haben sie noch manche anderen Nachteile.

### Das Überwintern der Pflanzen.

Weil viele *gigas*-Formen, ungeachtet aller Mittel, im ersten Jahr keinen Stengel trieben, wurden diese Pflanzen überwintert. Dies fand auf zweierlei Weisen statt: entweder blieben die Rosetten an Ort und Stelle, das Beet wurde noch einmal gut gereinigt und nachher durch hölzerne Seitenwände und einen Deckel mit doppelter Glasscheibe ganz abgeschlossen, zum Schutz gegen Frost und zuviel Feuchtigkeit, oder die Rosetten wurden abgeschnitten und dann wurden sie in Töpfe gepflanzt, welche doppelt so tief waren wie die gewöhnlichen. So konnten die Pfahlwurzeln sich freier entwickeln. Diese Töpfe wurden in einem ungeheizten Raum aufgestellt. Trotz großer Sorgfalt gingen während des Winters doch viele Rosetten zugrunde.

## b) Die Herstellung der mikroskopischen Präparate.

Die zytologische Untersuchung beschränkte sich fast ausschließlich auf das Feststellen der Chromosomenzahl. Dafür benutzte ich junge Wurzelspitzen, welche für diesen Zweck sehr

geeignet sind. Die jungen Rosetten wurden in Töpfe gepflanzt und einige Wochen sehr reichlich begossen. An der Innenseite der Töpfe entwickelten sich dann zahlreiche junge Würzelchen.

Fixiert wurde mit der Flemmingschen Lösung und gefärbt mit Hämatoxylin nach Heidenhain. Von jeder Pflanze wurden mindestens zwei Präparate verfertigt. Oft wurden mehrere Wurzelspitzen in einem Präparat nebeneinander geschnitten. Nur von einzelnen Formen (z. B. von der Kreuzung *Lamarckiana lata* × *Lamarckiana semigigas*) genügte ein Präparat.

Obgleich Fixierung und weitere Behandlung immer dieselben waren und so sorgfältig wie möglich ausgeführt wurden, erwies sich das Material dann und wann als ungeeignet für die Untersuchung. Die Zellen waren mit einer stark färbenden körnigen Masse erfüllt und Teilungen wurden nicht beobachtet. Wahrscheinlich lagen hier kranke Würzelchen vor infolge äußerer Einflüsse. Sie kamen sowohl bei normalen Arten als bei abweichenden Bastarden vor und haben mit der Natur der Pflanzen nichts zu schaffen.

Für das Studium der Reduktionsteilung von *Oenothera Lamarckiana semigigas* wurden junge Knospen mit der Lösung nach Gilson fixiert, was sehr befriedigende Resultate ergab.

### c) Das Zählen der Chromosomen.

Zur Feststellung der Chromosomenzahl benützte ich nur Metaphasen, in welchen die Chromosomen soviel wie möglich frei nebeneinander lagen. Die Zahl der Kernplatten, welche in jedem Präparat gezählt wurde, war verschieden und variiert zwischen 5 und 20. Im allgemeinen wurden von hohen Chromosomenzahlen mehr Kernplatten gezählt. Eine Variation in der Zahl, wie diese von Stomps (427) beschrieben worden ist, wurde niemals gefunden. Wenn die Chromosomen nicht ganz frei liegen, kann man sich leicht in der Zählung täuschen, und es hängt dann auch ganz davon ab, welche Kernplatten man zur Zählung benützt. Wo bei Pflanzen solch eine Variation in der Chromosomenzahl vorkommt, ist sie wohl durch Querteilungen der Chromosomen verursacht, wie es neuerdings Kuwada[1]) für Maisvarietäten nachgewiesen hat. Auch wäre eine Variation in der Zahl gar nicht in Einklang zu bringen mit der Individualitätshypothese der Chromosomen und mit ihrem Wert als Träger der erblichen Eigenschaften. Es kommt ja dann und wann vor, daß ein ganzes Organ oder ein Teil eines solchen eine abweichende Chromosomenzahl aufweist, was auf Unregelmäßigkeiten im Verlauf einzelner Kernteilungen im embryonalen Gewebe oder Vegetationspunkte zurückzuführen ist. Diese Erscheinungen lassen sich aber keinesfalls als Argumente gegen die Individualitätshypothese anführen, sie bilden vielmehr eine glänzende Bestätigung derselben.

[1]) Kuwada, Y., Die Chromosomenzahl von Zea Mays L. Journal of the College of Science, imperial University of Tokyo, XXXIX, 1919, p. 148, 2 Pl.

# Abschnitt I.

## Die Herkunft des Materials.

Das ganze Material, das für die Untersuchungen benützt wurde, stammte aus den Kulturen von de Vries, und alle Versuche fanden statt in seinem Versuchsgarten in den Jahren 1914 bis 1918.

In den Jahren 1913 und 1914 wurden von de Vries ausgedehnte Kulturen von *Oenothera Lamarckiana* und *Oe. biennis* angelegt zur Feststellung der Mutationskoeffizienten verschiedener Mutanten (510). Zu diesen Kulturen gehörte auch eine *biennis*-Kultur, in welcher eine triploide Form auftrat. Aus freier Bestäubung hervorgegangene Samen dieser Pflanze entstanden 1914 zwei Typen, normale *Oe. biennis* und ein ganz neuer Typus mit 15 Chromosomen in den Kernen. Diese Tatsache veranlaßte mich, die Nachkommenschaft triploider Formen näher zu studieren.

### § 1. Die Entstehung von triploiden Formen bei Oenothera Lamarckiana.

Das Auftreten von tetraploiden Formen ist bei *Oenothera Lamarckiana* eine der am frühesten beobachteten Erscheinungen gewesen. Schon im Jahre 1895 trat eine *gigas*-Form in den Kulturen von de Vries (473) auf, aber es dauerte noch bis 1907 (293), bis festgestellt wurde, daß der *gigas*-Habitus mit einer Verdoppelung der Chromosomenzahl verknüpft ist.

Von Gates (138) wurde diese Form eingehender studiert, sowohl zytologisch als anatomisch. Er stellte auch eine Hypothese auf für die Entstehung dieser *gigas*-Form, bei der er ausging von der Anschauung, daß die Abweichung im Habitus von der Anwesenheit der doppelten Chromosomenzahl verursacht sei. Nach Gates sollte diese Verdoppelung nach der Befruchtung in der Eizelle zustandegekommen sein als Folge einer unvollendeten Kernteilung, also wie bei der Entstehung syndiploider Zellen. Strasburger[1]) hat sich dieser Meinung angeschlossen. Diese Anschauung wurde von Stomps (421) bald bestritten. Nach seiner Auffassung wäre die *gigas*-Form entstanden aus zwei mutierten Keimzellen, welche beide die doppelte Chromosomenzahl hätten. Wäre dies richtig, dann könnte man auch Formen erwarten, welche aus dem Zusammentreffen einer normalen und einer diploiden Keimzelle entstanden, sogenannte triploide Formen. Tatsächlich erschienen im Jahre 1912 von Stomps (422) und Fräulein Lutz (297) Publikationen, worin sie über solche triploide Formen berichteten. Die Entdeckung dieser Formen bestätigte also die Auffassung von Stomps über die Entstehung von *gigas*.

---

[1]) Strasburger, E., Chromosomenzahl. Flora, C, 1910, S. 398—446, Tafel VI.

Das Auftreten von triploiden Formen ist bei *Lamarckiana* nicht selten. Auch diese Tatsache spricht für die Meinung von Stomps: die Aussicht, daß eine diploide Keimzelle mit einer normalen zusammenkommt, wodurch eine triploide Form entsteht, ist viel größer als für das Zusammentreffen von zwei diploiden Keimzellen, woraus eine *gigas* hervorgeht.

In *Lamarckiana*-Kulturen von de Vries im Jahre 1914 wurden zwei Exemplare entdeckt, die auffielen durch dickere Knospen und breitere Blätter. Der Pollen war zum größten Teil steril und enthielt auch zahlreiche viereckige Körner. Von beiden Pflanzen wurden junge Knospen fixiert. In den verschiedenen Geweben wurde hier und da eine Metaphase gefunden, worin 21 Chromosomen gezählt werden konnten. Beide Pflanzen waren also triploid und wurden für zahlreiche Bestäubungen benützt.

Als junge Rosetten sind die triploiden Formen leicht zu erkennen an ihren breiteren Blättern. Zur Feststellung des Mutationskoeffizienten wurden von de Vries 1914 die breitblättrigen Pflanzen ausgelesen, im ganzen 20 Stück. Von diesen Rosetten wurde die Chromosomenzahl in den Wurzelspitzen bestimmt. Bei 19 Pflanzen war die Zahl 21. Ein Exemplar hatte 15 Chromosomen, aber dieses ging während des Winters ein. Es unterschied sich später von den anderen durch mehr abgerundete Blattspitzen und stark gebuckelte Blätter und war also wahrscheinlich eine *lata*-Form. Von diesen 19 triploiden Pflanzen gingen beim Überwintern 3 Exemplare zugrunde, so daß im Frühjahr 1915 noch 16 Pflanzen übrig waren, mit denen zahlreiche Bestäubungen ausgeführt wurden.

Auf die Tatsache, daß diese spontan entstandenen Formen nicht ganz identisch sind mit experimentell erzeugten Bastarden von *gigas* und *Lamarckiana*, welche auch 21 Chromosomen in ihren Kernen führen, wird später zurückzukommen sein.

## § 2. Die Entstehung von triploiden Formen bei Oenothera biennis.

Eine tetraploide Form hat sich bei *Oe. biennis* bis heute nicht gefunden, und auch triploide Formen sind selten, wodurch sich wohl das Fehlen der tetraploiden erklären läßt.

Im Jahre 1912 berichtete Stomps (423) über das Auftreten solch einer Form in der $F_2$ einer Kreuzung von *Oe. biennis cruciata* mit *Oe. biennis*. Nach Stomps hätte diese Form als „parallele Mutation" von *Oe. Lamarckiana semigigas* große Bedeutung. Von Davis (86) wurde diese Ansicht angefochten. Er betrachtete diese Form und noch einige andere neuerhaltene Typen als Bastardspaltungsprodukte, weil sie aus der zweiten Generation einer Kreuzung hervorgegangen waren. Hierauf folgte eine neue Publikation von Stomps (425), in welcher er angab, die *semigigas* jetzt aus reiner *biennis* erhalten zu haben und worin er die Einwände von Davis widerlegte.

Weil in jener Zeit *Oe. biennis* als reine Art allgemein anerkannt, dagegen die Artreinheit von *Oe. Lamarckiana* schon von vielen Seiten angefochten war, wurde das Auftreten dieser „parallelen Mutationen" als außerordentlich wichtige Stütze der Mutationstheorie gehalten.

Zum zweiten Male trat eine triploide Form auf in einer *biennis*-Kultur von de Vries im Jahre 1913. Die Pflanze zeichnete sich wieder aus durch dickere Knospen. Eine zytologische Untersuchung ergab, daß sie tatsächlich 21 Chromosomen in ihren Kernen führte.

Im Jahre 1914 stellte de Vries auch bei *Oe. biennis* für verschiedene neue Formen den Mutationskoeffizienten fest. In einer Kultur von 8500 *biennis*-Exemplaren traten 4 *semigigas*-Pflanzen auf. Hiermit wurden verschiedene Bestäubungen ausgeführt. Eine dieser Pflanzen bildete während des Sommers drei Nebenrosetten. Diese wurden abgeschnitten und überwintert. Im Jahre 1915 wuchsen sie zu kräftigen Pflanzen aus. So war es möglich, die Versuche von 1914 zu wiederholen.

## § 3. Das Auftreten von Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei einigen anderen Oenothera-Arten.

Die Bildung von Formen mit abweichender Chromosomenzahl ist nicht auf *Oe. Lamarckiana* und *biennis* beschränkt. Auch bei anderen in Kultur genommenen *Oenothera*-Arten zeigte sich diese Erscheinung. Bartlett hat von *Oenothera stenomeres* (35) und *Oe. pratincola* eine *gigas*-Form beschrieben, welche auch die doppelte Chromosomenzahl besaßen. Weitere Angaben gibt es in der Literatur nicht.

Dagegen wurde von de Vries das Auftreten solcher Formen noch bei zwei Arten konstatiert, nämlich bei *Oenothera grandiflora* von Alabama (532) und bei *Oe. suaveolens* von Fontainebleau (528). Bei *Oenothera suaveolens* sind bis jetzt nur zwei Formen mit 15 Chromosomen bekannt, eine *lata* und eine Form, welche von de Vries als *jaculatrix* beschrieben worden ist (528). Bei *Oenothera grandiflora* wurden gefunden eine *gigas*-Form mit 28 Chromosomen, schon von de Vries beschrieben und zwei Formen, welche de Vries bis heute nicht berücksichtigt hat, eine *gigas-nanella* mit 27 Chromosomen und ein Typus mit 15 Chromosomen.

Die verschiedenen Formen werden später ausführlich besprochen werden.

## § 4. Die Herkunft des übrigen Materials.

Im Anfang dieses Abschnittes ist schon darauf hingewiesen worden, daß alles Material aus den Kulturen von de Vries stammte. Außer den Grundformen *Lamarckiana, biennis* und *Lamarckiana gigas* sind eine Anzahl Formen mit abweichender Chromosomenzahl zu nennen, welche in meinen Kulturen nicht oder zu spät auftraten, als daß noch Versuche mit ihnen angestellt

werden konnten. Erstens sind hier zu nennen die Formen *oblonga, scintillans, lata, pallescens* und *lactuca,* welche charakterisiert sind durch den Besitz von 15 Chromosomen und auftraten in *Lamarckiana*-Kulturen von de Vries. Die Formen *oblonga* und *lata* sind schon früher von Fräulein Lutz (297) und Gates (141, 159, 171) zytologisch untersucht worden. Es sei aber ausdrücklich darauf hingewiesen, daß die hier genannten Formen wirklich identisch sind mit den Formen, welche de Vries für seine Versuche benützte, was nicht bewiesen ist für die von anderen Forschern angegebenen Formen, welche mit denselben Namen belegt worden sind. Zweitens wurden auch *lata*-Formen von *Lamarckiana-gigas* erhalten, welche schon von Schouten (401) angegeben, aber niemals zytologisch geprüft worden sind.

---

# Abschnitt II.

## Übersicht über die mit triploiden Formen ausgeführten Kreuzungen.

### § 1. Kreuzungen mit Oenothera Lamarckiana semigigas.

Die Kreuzungen von *Oenothera Lamarckiana semigigas* mit andern Formen wurden ausgeführt in den Jahren 1914 und 1915.

Die Pflanzen von *Oenothera Lamarckiana semigigas* zeichnen sich durch kräftigeren Habitus aus, welcher sich besonders in den breiteren Blättern und dickeren Knospen äußert, im übrigen aber ganz mit demjenigen von normaler *Lamarckiana* übereinstimmt. Die Ähnlichkeit ist so groß, daß eine triploide Pflanze zwischen normalen Individuen leicht übersehen werden kann. Ihre Kerne führen 21 Chromosomen. Die Kreuzungen hatten den Zweck, die Verteilung der Chromosomen bei der Reduktionsteilung zu untersuchen, und zwar auf indirektem Wege. Direkt ist der Verlauf der Reduktionsteilung schon studiert worden von Geerts (192) und Gates (141), aber ihre Beobachtungen stehen teilweise miteinander in Widerspruch.

Um den Verlauf der Reduktionsteilung zu erschließen, war es notwendig, die Pflanzen mit Formen zu kreuzen, deren Gameten eine fest bestimmte Chromosomenzahl führen. Zu diesem Zweck wurden *Oe. Lamarckiana, Oe. biennis* und *Oe. Lamarckiana gigas* benützt. Die beiden erstgenannten Pflanzen bilden Gameten mit 7 (Geerts 189—191, Davis 82), die Gameten von *Oe. Lamarckiana gigas* besitzen in der Regel 14 Chromosomen (Davis 82). Von den Bastardpflanzen aus diesen Kreuzungen wurde die Chromosomenzahl bestimmt; so war es möglich, die Chromosomenverteilung bei der Gametenbildung zu berechnen.

Nachfolgende Tabelle gibt eine Übersicht der Resultate dieser Kreuzungen.

| Kreuzung | Zahl der Individuen | Untersucht | Gefundene Zahlen |
|---|---|---|---|
| *Lam. semig.* × *Lam.* . . | 20 | 20 | 1×14, 9×15, 4×16, 2×17, 2×18, 1×20, 1×21 (Taf. I Fig. 1—6) |
| *Lam. semig.* × *biennis* . | 5 | 4 | 1×16, 1×18, 2×20 |
| *Lam. semig.* × *Lam. gig.* | 87 | 87 | 1×21, 2×22, 12×23, 21×24, 25×25, 19×26, 6×27, 1×28 (Taf. I Fig. 7—12) |
| *Lam.* × *Lam. semig.* . . . | 269 | 30 | nur 2 Pflanzen mit 15 Chr. |
| *biennis* × *Lam. semig.* . | 154 | 36 | 30×14, 6×15 |
| *Lam. gig.* × *Lam. semig.* | 18 | 18 | 3×21, 1×22, 1×27, 10×28, 3×29 |
| *Lam. lata* × *Lam. semig.* | 115 | 115 | 47×14, 65×15, 2×21, 1×28 |

Aus diesen Zahlen ist folgendes zu entnehmen:

Wo *Oe. Lamarckiana semigigas* als Mutterpflanze benützt wurde, variieren die Chromosomenzahlen zwischen 14 und 21 bei Bestäubung mit *Lamarckiana* oder *biennis*, bzw. zwischen 21 und 27, wenn mit *Lamarckiana gigas* bestäubt wurde. Weil von väterlicher Seite 7 bzw. 14 Chromosomen hineingebracht wurden, darf man den Schluß ziehen, daß die Chromosomenzahl der Eizellen dieser triploiden Form zwischen 7 und 14 schwankt. Zugleich ergibt sich daraus, daß alle möglichen Zahlen Lebensfähigkeit besitzen können. Die Verteilung der 21 Chromosomen auf beide Tochterkerne bei der Reduktionsteilung findet also statt in 7 und 14, 8 und 13, 9 und 12 oder 10 und 11. Diese Schlußfolgerungen stehen im Einklang mit den Resultaten der Untersuchungen von Gates (141), widersprechen dagegen den Behauptungen von Geerts (192).

Aus der Tabelle läßt sich aber noch mehr ersehen. Es ist auffallend, daß die Kreuzungen mit *Lamarckiana gigas* soviel bessere Resultate ergaben als diejenigen mit *Lamarckiana* und *biennis*. Dies erklärt sich vielleicht in der Weise, daß von der Kreuzung *Lamarckiana semigigas* × *Lamarckiana* eine Anzahl Kombinationen mit niedriger Chromosomenzahl als *bivelans* und *bigaudens*-Verbindungen zugrunde gehen. Dasselbe dürfte von den *gaudens-rubens*-Verbindungen der Kreuzung *Lamarckiana semigigas* × *biennis* gelten. Diese beiden Kreuzungen können deshalb für die Bestimmung der Häufigkeit der Zahlen nicht in Betracht kommen.

Ganz anders verhält sich die dritte Kreuzung. Bei *Lamarckiana gigas* fehlen taube Samen. Alle Verbindungen sind lebens-

fähig. Dasselbe können wir bei dieser Kreuzung erwarten, wo alle Pflanzen eine hohe Chromosomenzahl aufwiesen. Hier zeigt es sich, daß die Zahlen 24, 25 und 26 am häufigsten vorkommen; weniger häufig sind 22 und 27; 21 und 28 sind selten. Diese Erscheinung ist nicht darauf zurückzuführen, daß die Eizellen mit extremen Chromosomenzahlen weniger lebensfähig wären, denn die seltenen Zahlen sind gerade die normaleren. Wenn wir die Verteilung der Chromosomen bei der Reduktionsteilung in einer Kurve graphisch darstellen (Fig. 1), indem wir auf der Ordinate die Zahl der Pflanzen, auf der Abszisse die Chromosomenzahlen angeben, so entsteht eine normale eingipfelige Variationskurve. Die Verteilung der Chromosomen bei der Reduktionsteilung findet also statt nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit. Am häufigsten verteilen die Chromosomen sich in 10 und 11, was von

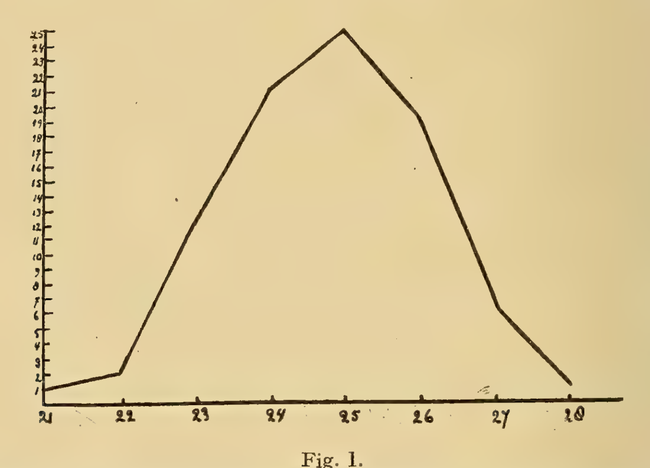



Fig. 1.

**Kurve, die Verteilung der Chromosomen im Verlauf der Reduktionsteilung von *Oe. Lamarckiana semigigas* darstellend.**

Gates (141) schon direkt beobachtet wurde und was ich selbst bestätigen konnte; daneben gibt es auch Verteilungen in 9 und 12, seltener in 8 und 13, und am wenigsten in 7 und 14.

Es ergibt sich somit, daß die Eizellen alle Chromosomenzahlen zwischen 7 und 14 besitzen können. Hier besteht also keine nähere Beziehung zwischen der Chromatinmasse des Kerns und der Zellwandoberfläche, in diesem Fall der Embryosackwand. Dies läßt sich aber daraus erklären, daß der Embryosack nicht als eine einheitliche Zelle zu betrachten ist. Von solch einer Beziehung kann hier denn auch nicht die Rede sein.

Das Vorkommen der verschiedenen Chromosomenzahlen, die bei den Bastarden gefunden wurden, war geknüpft an eine Mannigfaltigkeit im Habitus, von welcher man sich kaum eine Vorstellung bilden kann. Niemals dagegen wurden bei einem und demselben Typus verschiedene Chromosomenzahlen angetroffen. Dieselbe

Chromosomenzahl kam aber manchmal bei stark verschiedenen Typen vor, was mit der Qualität der Chromosomen zusammenhängt. So sind z. B. 7 verschiedene Arten von Eizellen mit 8 Chromosomen denkbar welche bei einer Kreuzung mit *Lamarckiana gigas* auch 8 verschiedene Typen mit 22 Chromosomen bilden können. Bei der Zahl 23 gibt es schon 21 qualitativ verschiedene Kombinationen usw. Es ist leicht einzusehen, daß die Typenzahl hier sehr groß sein kann.

Einige Beispiele mögen diese Auseinandersetzungen illustrieren. Unter den Typen mit 15 Chromosomen aus der Kreuzung *Lamarckiana semigigas* × *Lamarckiana* (Tafel V) kamen Pflanzen vor, welche identifiziert werden konnten mit den Formen *pallescens, lata, cana* und *liquida,* die von de Vries als Mutanten von *Lamarckiana* beschrieben worden sind. Diese Formen werden später ausführlich besprochen; jetzt genügt es, auf ihr Vorkommen hinzuweisen. Ferner entstanden aus dieser Kreuzung noch zwei Pflanzen mit 15 Chromosomen, welche sich auszeichneten durch sehr schmale lineale Blätter. Als Rosette ähnelten sie mehr oder weniger einer grasartigen Liliacee. Die Blattspreite war ganz rudimentär; sie erschien nur als schmaler grüner Saum zu beiden Seiten des glänzend weißen Mittelnervs. Der Stengel war einige Dezimeter hoch und 3 bis 4 mm dick. Nach sehr vieler Mühe gelang es, ein Exemplar zur Blüte zu bringen. Von der kleinen Infloreszenz entwickelten sich nur wenige Blüten vollständig. Diese hatten die Größe von *biennis*-Blüten, waren aber mehr glockenförmig. Kelchröhre und Fruchtknoten waren sehr dünn. Die Staubgefäße enthielten nur etwas sterilen Pollen. Auch die Bestäubung mit anderen Typen hatte keinen Erfolg. Dieser Typus wurde bezeichnet als *Oe. Lamarckiana vixifolia.*

In der Kreuzung *Lamarckiana semigigas* × *Lamarckiana gigas* zeichnete sich besonders die Pflanzengruppe mit 26 Chromosomen durch große Unterschiede im Habitus aus. Eine Pflanze stimmte in ihren Merkmalen mit einer *gigas-lata*-Form überein. Die Rosette war sehr groß, die Blätter breit und dunkelgrün. Die Höhe der Pflanze betrug nur einen Meter. Der Stengel war abnormal dick, tief gefurcht und sehr dicht beblättert. Die Knospen waren sehr dick und *lata*-artig aufgeblasen. An den Blüten entfalteten die Petalen sich niemals vollständig. Der Pollen fehlte ganz; die Narben waren reich verästelt und unregelmäßig. Eine zweite Pflanze dieser Gruppe gehörte zu den sogenannten Strauchformen. Sie sind gekennzeichnet durch kleine Blätter, niedrig bleibenden Hauptstengel und starke Entwicklung der Seitenäste; Knospen und Blüten waren aber so groß wie bei einer *gigas*-Pflanze. Weiter gehörten zu dieser Gruppe zwei Pflanzen, die man ungeachtet der hohen Chromosomenzahl wegen ihres Habitus ohne weiteres unter die schwachen Typen einreihen sollte, welche meistens eine niedrige Chromosomenzahl führen. Die erste Pflanze (Tafel V rechts) hatte schmale blaugrüne Blätter, einen dünnen, am Ende schön rot gefärbten Stengel und eine Traube von kleinen, glockenförmigen, schwefelgelben Blüten. Besonders ist das Auf-

treten der schwefelgelben Blütenfarbe hier sehr merkwürdig. Bei der zweiten Pflanze war die Rosette *gigas*-ähnlich, aber der Stengel war schwach ausgebildet und die Blüten stimmten in der Größe mit denjenigen von *Lamarckiana* überein.

Auch in der Formengruppe mit 25 Chromosomen zeigten sich große Habitusunterschiede. Hierher gehörten zwei Exemplare eines *velutina*-Typus, der als *blandina-gigantea* bezeichnet wurde und später noch weiter erwähnt wird; ein *lata*-Typus (Tafel VI links), dessen Organe aber sämtlich, trotz der hohen Chromosomenzahl, viel schwächer ausgebildet waren als *Lamarckiana-lata* mit 15 Chromosomen, ein kleinblütiger Typus mit grasgrünen spatelförmigen glatten Blättern und eine Pflanze, deren Blüten stark auffielen durch schmale Kronblätter, ähnlich wie bei *Oe. grandiflora.* Die Knospen aber waren beträchtlich dicker.

Diese Beispiele zeigen deutlich, welch große Habitusvariationen man noch bei Pflanzen mit derselben Chromosomenzahl antreffen kann.

Wo *Lamarckiana semigigas* als Vater benützt wurde, waren die Resultate ganz anders. Bei diesen Kreuzungen ist von einer großen Variation in der Chromosomenzahl der Pflanzen gar keine Rede. Mit einigen Ausnahmen wurden hier nur Pflanzen mit 14, 21 und 28 Chromosomen gefunden. Lassen wir diese Ausnahmen vorläufig unberücksichtigt, dann können wir den Schluß ziehen, daß die Pollenkörner von *Oe. Lamarckiana semigigas* nur die Chromosomenzahlen 7 oder 14 führen und diese Annahme steht im Einklang mit den morphologischen Unterschieden, welche die Körner zeigen. Der Pollen besteht hier zum Teil aus dreieckigen, zum Teil aus viereckigen Körnern. Die dreieckige Form ist die normale, die viereckige ist charakteristisch für *gigas*-Formen, und infolgedessen führen die dreieckigen Körner 7 Chromosomen in ihren Kernen (sie sind haploid) und die viereckigen Körner 14 Chromosomen (sie sind diploid). Wo in dem Pollen von *Oe. Lamarckiana semigigas* nun beide Formen gemischt vorkommen, kann man daraus folgern, daß die dreieckigen Körner nur 7 Chromosomen enthalten, die viereckigen nur 14. Tatsächlich wird dies durch die Kreuzungen bewiesen: es entstehen im allgemeinen nur Pflanzen mit 14, 21 und 28 Chromosomen.

Darf man hieraus schließen, daß die Reduktionsteilung im Pollen anders verläuft als bei der Bildung des Embryosackes? Keinesfalls. Von Gates (141) ist direkt gezeigt worden, daß bei der Reduktionsteilung des Pollens Verteilungen in 10 und 11 vorkommen, und meine eigenen Beobachtungen haben diese Angaben bestätigt. Der Pollen von *Oe. Lamarckiana semigigas* besteht aber zum größten Teil aus sterilen Körnern. Im Sommer 1915 wurde das Zahlenverhältnis zwischen diesen und fertilen Körnern festgestellt. Für die Untersuchung wurde der Pollen geschlossenen Blüten entnommen. Die Körner wurden in Wasser auf einen Objektträger gebracht, so regelmäßig wie möglich aus-

gebreitet und mit einem Deckglas bedeckt, worauf mit Tusche feine Längslinien angebracht waren. Auf diese Weise war es möglich, eine große Körnerzahl sehr rasch zu bestimmen. Die Analyse ergab folgende Resultate:

| | Körner-zahl | dreieckig steril | viereckig steril | dreieckig fertil | viereckig fertil |
|---|---|---|---|---|---|
| (Mai) . . . | 1528 | 710 | 549 | 112 | 157 |
| (August) . | 1563 | 967 | 130 | 350 | 116 |
| (August) . | 959 | 620 | 101 | 174 | 64 |
| Total | 4050 | 2297 | 780 | 636 | 337 |

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß drei Viertel der Körnerzahl steril sind und daß bei den fertilen Körnern die dreieckigen überwiegen. Zahlreiche Faktoren können hierbei eine Rolle spielen. Vorläufig sei darauf hingewiesen, daß unter den sterilen Körnern solche mit Chromosomenzahlen zwischen 7 und 14 als nicht lebensfähig vertreten sind. Bei ihnen besteht kein Gleichgewichtszustand zwischen Chromatinmasse des Kerns und Zellwandoberfläche. Das Absterben erfolgt also aus rein mechanischen Gründen und bildet ein wichtiges Argument für die Annahme einer engen Beziehung zwischen Kernmasse und Zellgröße.

Betrachten wir jetzt die verschiedenen Kreuzungen etwas eingehender. Die Kreuzung *Oe. Lamarckiana* × *Oe. Lamarckiana semigigas* gab günstige Resultate. Sie lieferte 269 Pflanzen, deren Rosetten schon einen gleichförmigen Eindruck machten. Alle Exemplare, welche im geringsten abwichen, im ganzen 30 Stück, wurden auf die Chromosomenzahl untersucht. Nur bei zwei Pflanzen wurde die Zahl 15 gefunden, alle übrigen zeigten normal 14 Chromosomen. Weitaus die meisten Exemplare dieser Kreuzung erwiesen sich bei der Blüte als typische *Lamarckiana*. Als Ausnahmen traten hierbei einige Pflanzen auf, welche zum Teil identifiziert werden konnten mit Typen, die in den *Lamarckiana*-Kulturen von de Vries immer als Mutanten auftreten. Dazu gehörte z. B. eine *rubrinervis*-Pflanze. Unter den *Lamarckiana*-Pflanzen fiel ein Individuum auf durch schön rot gefärbte Sepalen. Vielleicht war dieser Typus identisch mit der *Lamarckiana*-Form von Lotsy (289). Bei Selbstbestäubung blieb dieses Merkmal bei einer großen Zahl von Individuen der F¹-Generation erhalten. Die große Mehrzahl der abweichenden Pflanzen gehörte ein und demselben Typus an. Dieser stimmte im großen und ganzen mit *Oe. Lamarckiana* überein, aber die Organe waren schwächer ausgebildet. Zwischen den *Lamarckiana*-Pflanzen fielen sie stark auf. Die beiden Pflanzen mit 15 Chromosomen waren gekennzeichnet durch schmale Blätter, kleine Blüten und dünne, schlaffe Stengel. Mit einem der bekannten Typen mit 15 Chromosomen waren sie nicht zu identifizieren, aber nach Selbstbestäubung wurde auch keine *Lamarckiana* abgespalten, sondern ein ganz neuer Typus,

nur einen Meter hoch, mit kleinen Blüten und stark roten Knospen. In dieser $F_1$ waren zwei Pflanzen noch ausgezeichnet durch höheren Habitus und spätere Blütezeit. Sie wurden von Prof. de Vries erkannt als *erythrina*, eine neuerdings von ihm beschriebene Mutante von *Oe. Lamarckiana*. Die abweichende Chromosomenzahl der obengenannten Pflanzen war hier verbunden mit einer Neukombination.

Auch die Kreuzung *Oe. biennis* × *Oe. Lamarckiana semigigas* war sehr erfolgreich. Große Habitusabweichungen kamen hier überhaupt nicht vor. Von 30 normalen Pflanzen wurde die Chromosomenzahl bestimmt. Überall wurde die Zahl 14 gefunden. Bei den normalen Pflanzen war eine Spaltung in *laeta* und *velutina* zu konstatieren, wie diese für die Kreuzung *Oe. biennis* × *Oe. Lamarckiana* von de Vries (491, 505) und später von Renner (377) beschrieben worden ist. Nur bei einzelnen Pflanzen betrug die Chromosomenzahl 15. Diese war wieder verknüpft mit einem ganz abweichenden Habitus: kleine schmale und glatte Blätter, kurze und dicke Knospen, kleine Blüten und weitgehend steriler Pollen.

Von der Kreuzung *Oe. Lamarckiana gigas* × *Oe. Lamarckiana semigigas* hatte die Mehrzahl der Pflanzen 28 Chromosomen. Sie stimmten, abgesehen von der gewöhnlichen Variation, mit *gigas*-Pflanzen überein. Außerdem traten noch 5 Individuen mit 22, 27 und 29 Chromosomen auf. Das Exemplar mit 22 Chromosomen ähnelte als Rosette einer *semigigas*. Diese abweichenden Typen kamen aber nicht zur Blüte.

Endlich bleibt hier noch die Kreuzung *Oe. Lamarckiana lata* × *Oe. Lamarckiana semigigas* zu besprechen. Schon de Vries (473) hat angegeben, daß man bei Kreuzung von *Oe. Lamarckiana lata* mit *Oe. Lamarckiana* in $F^1$ eine Spaltung in *Lamarckiana lata* und reine *Lamarckiana* bekommt. Die *lata*-Individuen haben immer 15 Chromosomen, die abgespaltenen *Lamarckiana*-Pflanzen 14. Ähnliche Resultate wurden auch erhalten aus der Kreuzung *Oe. Lamarckiana lata* × *Oe. Lamarckiana semigigas*. Es entstanden mit wenigen Ausnahmen nur normale *lata*- und *Lamarckiana*-Exemplare. Drei Pflanzen zeigten einen abweichenden Habitus. Davon hatten zwei Individuen 21 Chromosomen und unterschieden sich nicht von *Lamarckiana semigigas*. Die dritte Pflanze hatte 28 Chromosomen und stellte eine sehr abweichende *gigas*-Kombination dar. Ausnahmen gibt es also in dieser Kreuzung nicht: die Befruchtung fand nur statt durch Pollenkörner mit 7 oder mit 14 Chromosomen. Die *gigas*-Pflanze zeigt, daß auch *Lamarckiana lata* imstande ist, diploide Keimzellen zu produzieren.

Wie sind nun die Abweichungen bei den drei erstgenannten Kreuzungen (Kreuzung von *Lamarckiana semigigas* mit *Lamarckiana*, *biennis* und *gigas*) aufzufassen? Es gibt zwei Möglichkeiten dafür: Entweder sind sie zustande gekommen durch das Zusammentreffen mit einem Pollenkern mit abweichender Chro-

mosomenzahl oder diese abweichende Zahl war schon in der Eizelle der Mutterpflanze vorhanden. Nun läßt sich konstatieren, daß bei normalen Kreuzungen und Züchtungen auch dann und wann Individuen mit abweichender Chromosomenzahl auftreten. Bei *Oe. Lamarckiana* sind sie ziemlich häufig; dort entstehen dann die Formen *lata, cana. pallescens* usw. Bei *Oe. biennis* treten solche Formen seltener auf. In all diesen Fällen handelt es sich um die Anwesenheit eines Extrachromosoms. Auch für *Oe. Lamarckiana gigas* war es möglich, solche Abweichungen nachzuweisen, mit dem Unterschied, daß hier auch ein Chromosom weniger vorhanden sein kann. Da es sich bei den Abweichungen der drei Kreuzungen nun ebenfalls um die Anwesenheit oder das Fehlen eines Chromosoms handelt, liegt es nahe, diese Abweichungen auf die Eizellen zurückzuführen.

Auf einen Punkt soll hier noch hingewiesen werden. Aus der Analyse des Pollens folgt, daß bei den fertilen Körnern die dreieckigen zwar überwiegen, aber immerhin eine beträchtliche Zahl viereckiger Körner gebildet wird. Man sollte deshalb erwarten, daß mindestens ein Drittel der Nachkommenschaft triploid wäre. Das ist aber nicht der Fall. Pflanzen mit 21 Chromosomen treten in den verschiedenen Kreuzungen selten, manchmal gar nicht auf, obschon sie in den beiden ersten Kreuzungen entstehen durch Befruchtung eines diploiden, in der Kreuzung mit *gigas* durch Befruchtung eines haploiden Pollenkorns. Vorläufig sei nur auf diese Erscheinung hingewiesen. In einer späteren Abhandlung wird hierauf zurückzukommen sein.

## § 2. **Kreuzungen von Oenothera biennis semigigas.**

Diese Kreuzungen wurden in denselben Jahren ausgeführt wie die mit *Oe. Lamarckiana semigigas,* und die Erscheinungen, welche hier beobachtet wurden, laufen im großen und ganzen parallel mit den dort erhaltenen Resultaten, obschon sie oft weniger günstig waren. Dies hat seine Ursache in der Tatsache, daß die an sich schon große Sterilität von *biennis semigigas* durch ungünstig wirkende äußere Faktoren sich noch stark steigern kann. Die Pollenmenge ist nicht groß und kann bei niedriger Temperatur so stark rückgebildet werden, daß die Bestäubungen eingestellt werden müssen. Auch das Material war weniger reichlich. Von diesen Faktoren zusammen sind die Resultate stark beeinträchtigt worden. Die nachfolgende Tabelle gibt eine Übersicht der Kreuzungen mit den gefundenen Zahlen.

| Kreuzung | Zahl der Individuen | Untersucht | Chromosomenzahlen |
|---|---|---|---|
| *biennis semig.* × *biennis* | 71 | 71 | 41 × 14, 26 × 15, 4 × 16 |
| *biennis semig.* × *Lam.* . . | 3 | 3 | 2 × 14, 1 × 15 |

| Kreuzung | Zahl der Individuen | Untersucht | Chromosomenzahlen |
|---|---|---|---|
| *biennis semig.* × *gigas.* | 33 | 33 | 2×21, 7×22, 7×23, 3×24, 6×25, 5×26, 1×27, 1×28, 1×36 |
| *Lam. gigas* × *biennis semig.* . . . . . . . . | 41 | 41 | 33×28, 2×29, 6× |

Wo *biennis semigigas* als Mutterpflanze benützt wurde, trat wieder eine starke Variation in der Chromosomenzahl der $F_1$-Pflanzen auf. Aber nur in der Kreuzung *biennis semigigas* × *Lamarckiana gigas* kommt diese klar zum Ausdruck und stimmt überein mit den Resultaten derselben Kreuzung von *Lamarckiana semigigas*. In den beiden ersten Kreuzungen ist sie gering, was bedingt sein könnte durch das Absterben vieler nicht lebensfähigen Kombinationen. Wir finden jedoch auch hier durch Berechnung, daß die Chromosomenzahl der Eizellen zwischen 7 und 14 wechselt. Über die Häufigkeit der Zahlen ist nicht viel zu sagen, aber nach den Resultaten der dritten Kreuzung zu urteilen, darf man annehmen, daß die Verhältnisse hier nicht wesentlich von denjenigen bei *Lamarckiana semigigas* abweichen.

Im folgenden sollen die Resultate der drei Kreuzungen einzeln besprochen werden.

Die Kreuzung *Oe. biennis semigigas* × *Oe. biennis.*

Die triploide Pflanze, welche im Jahre 1913 in einer *biennis*-Kultur entstanden war, wurde künstlich mit sich selbst bestäubt, aber ohne Erfolg. Dagegen bildeten die frei bestäubten Blüten Früchte mit Samen aus, und diese Samen wurden gesammelt und 1914 zum Teil ausgesät. Weil die Pflanze mitten zwischen Hunderten von *biennis*-Pflanzen stand, war es wahrscheinlich, daß diese Blüten mit *biennis*-Pollen bestäubt waren, und die Resultate haben diese Vermutung bestätigt. Im ganzen entstanden 18 Rosetten, darunter 8 normale *biennis*-Pflanzen mit 14 Chromosomen und eine *biennis-nanella*. Die übrigen 9 Pflanzen gehörten zu einem und demselben Typus. Der ganze Habitus war weniger kräftig; Höhe fast einen Meter; Blätter schmäler, mattgrün mit weißem Hauptnerv; Blüten klein, heller gelb; Narben sehr dünn und klein; Pollen weitgehend steril, nur dreieckige Körner enthaltend. Bei sämtlichen Pflanzen war die Chromosomenzahl 15. Dieser Typus wurde mit dem Namen *albinervis* belegt; seine erblichen Verhältnisse werden später besprochen.

Im Jahre 1915 wurden die weiteren Samen ausgesät. Von den 24 Individuen, welche entstanden, waren 15 normale *biennis*-Pflanzen, und 6 Pflanzen mit 15 Chromosomen gehörten wieder

zum Typus *albinervis*. Drei Rosetten waren ausgezeichnet durch schmale blaugrüne Blätter. Eine derselben hatte 16 Chromosomen, aber diese Pflanze starb schon als Rosette ab. Bei den zwei anderen war die Chromosomenzahl 14. Sie blühten im Jahre 1916 und wurden wegen ihrer typischen *muricata*-Merkmale erkannt als die patrokline Form, welche man bei der Kreuzung *Oe. biennis* × *Oe. muricata* bekommt, und die wiederholt von de Vries (473, 491, 505), aber auch später von Davis (91) und Renner (378) beschrieben worden ist. Nach letztgenanntem Forscher ist sie eine Kombination von *albicans* und *curvans*. Das Auftreten dieser zwei Pflanzen erklärt sich aus der Tatsache, daß 1913 in der Nähe auch *Oe. muricata* kultiviert worden war.

Im Jahre 1916 wurden von zwei Kreuzungen von *Oe. biennis semigigas* × *Oe. biennis* die Samen ausgesät. Aus der Kreuzung von 1914 entstanden 5 Pflanzen, 4 *biennis*-Exemplare und eine *albinervis* mit 15 Chromosomen. Die Kreuzung, welche ausgeführt war im Jahre 1915, gab 23 Pflanzen, darunter 10 *biennis*, 10 *albinervis*- und 3 ganz abweichende Exemplare, zu einem Typus gehörend und alle mit 16 Chromosomen. Dieser Typus wurde als *latifolia* bezeichnet und ist auch weiter kultiviert worden.

Die Resultate dieser Kreuzung laufen nur zum Teil parallel mit denjenigen der Kreuzung *Lamarckiana semigigas* × *Lamarckiana*. Während dort die Chromosomenzahl der $F_1$-Pflanzen zwischen 14 und 21 wechselt und die Pflanzen mit abweichender Zahl überwiegen, weisen hier die meisten $F_1$-Pflanzen die normale Zahl 14 auf. Nur einige Individuen mit 16 Chromosomen traten auf; höhere Zahlen wurden gar nicht gefunden. Diese Erscheinung ist charakteristisch für viele *biennis semigigas*-Kreuzungen: die Anzahl der Typen mit abweichenden Chromosomenzahlen ist auf ein Minimum beschränkt. Dies läßt vermuten, daß viele Kombinationen hier zugrunde gehen. Hierauf deutet auch die Tatsache hin, daß die Pflanzen mit abweichender Chromosomenzahl nur wenigen Typen angehören, während bei der Kreuzung *Lamarckiana semigigas* × *Lamarckiana* eine große Habitusvariation bei derselben Chromosomenzahl auftritt.

Die Kreuzung *Oe. biennis semigigas* × *Oe. Lamarckiana*.

Hier waren die Resultate äußerst spärlich: die $F_1$-Generation bestand nur aus drei Pflanzen, darunter zwei *laeta*-Pflanzen mit 14 Chromosomen, welche schon von de Vries (491, 505) und Renner (380, 378) von der Kreuzung *Oe. biennis* × *Oe. Lamarckiana* beschrieben worden ist. Von de Vries (505) wird angegeben, daß diese *laeta* bei Selbstbestäubung konstant ist, was Lotsy (289) und Renner (378, 380) bestätigt haben. Hier war das nur teilweise der Fall. Zwar waren die Mehrzahl der $F_1$-Pflanzen *laeta*-Individuen, aber unter ihnen fielen einige Exemplare auf durch schmälere und glattere Blätter. Sie gehörten aber doch zum *laeta*-Typus. Einige Pflanzen dagegen waren ganz abweichend. Blätter schmal; graugrün mit glänzend weißem Hauptnerv; Blüten klein; Stengel schlaff und weniger hoch;

Blütezeit typisch später. Zwei andere ganz abweichende Pflanzen hatten 15 Chromosomen. Das dritte Exemplar dieser Kreuzung besaß auch 15 Chromosomen und zeigte einen ganz abweichenden Habitus: kleine, schmale, hellgrüne Blätter, kurze und dicke Knospen und kleine *biennis*-artige Blüten. Der Pollen war mehrfach steril.

Die Kreuzung *Oe. biennis semigigas* × *Oe. Lamarckiana gigas.*

Sie wurde das erstemal ausgeführt im Jahre 1914, 1915 wiederholt und stimmt in ihren Ergebnissen mit der korrespondierenden Kreuzung von *Oe. Lamarckiana semigigas* überein. Auch hier wechselte die Chromosomenzahl stark, und diese Erscheinung war wieder verbunden mit einer unendlichen Variation im Habitus. Bei einem und demselben Typus war auch hier die



Fig. 2.
**Blüte von forma *Clarkiae* aus der Kreuzung *biennis semigigas* × *Lamarckiana gigas.***

Chromosomenzahl immer die gleiche, während wieder dieselbe Anzahl von Chromosomen bei ganz verschiedenen Typen vorkam. Einige Beispiele mögen dies noch weiter illustrieren.

Unter den Pflanzen mit 23 Chromosomen zeigte sich ein sehr merkwürdiger Typus. Die Diagnose dieser Pflanze war folgende: Blätter schmal, schwach gezähnelt, zugespitzt, mit rotem Hauptnerv und stark nach unten gerichteter Spitze; Höhe $\pm$ $1^1/_2$ m Stengel weißlich grün; glänzend, dicht mit roten Punkten bedeckt und mit rot angelaufenem Gipfel; Blüten etwas kleiner als bei *Lamarckiana*, flach ausgebreitet wie bei *biennis*; Knospen *biennis*-artig, aber etwas länger und dicker; Griffel kurz; Pollen weitgehend steril, mit nur wenigen dreieckigen und viereckigen, oft auch unregelmäßig geformten fertilen Körnern. Ganz merkwürdig war die deutliche Zygomorphie der Blüten. Sie trat bei den zu-

erst erscheinenden Blüten am schönsten auf, die späteren zeigten sie weniger deutlich und bei den letzten war sie kaum zu beobachten. Textfigur 2 zeigt eine der ersten Blüten, welche ausgesprochen zygomorph ist und in vieler Hinsicht der Blüte einer epiphytischen Orchidee ähnelt. Auch die Lage der Staubgefäße und Narben ist deutlich zygomorph. Diese Pflanze wurde mit dem Namen *Clarkiae* belegt.

Auf die Zygomorphie der *Oenothera*-Blüten ist schon von Vöchting (453, 454) hingewiesen worden. Nach ihm ist nur das Androeceum zygomorph, was meistens wenig auffällt. Wir sehen hier also unter der Einwirkung einer anomalen Chromosomenzahl ein Merkmal, das bei den gewöhnlichen Formen größtenteils latent bleibt, stark hervortreten.

Die Untersuchungen von Klebahn (258) und Stomps (424) haben gezeigt, daß die Variabilität bei cruciaten Blüten sehr groß ist und daß ganz verschiedene Typen auftreten können. Dies alles deutet darauf hin, daß die Form der Petalen von verschiedenen Faktoren beeinflußt wird. Die Sepalodie von *Oe. biennis cruciata* zeigte denn auch nach Stomps bei Kreuzung keine monohybride Mendelspaltung.

Eine andere Pflanze mit 23 Chromosomen wies ganz andere Merkmale auf: ihre Höhe betrug nur $^1/_2$ m, die Blätter waren spatelförmig, sehr lang gestielt, und Knospen und Blüten waren kleiner als bei *biennis*.

Eine merkwürdige Erscheinung in dieser Kreuzung war das Auftreten einer Pflanze mit 36 Chromosomen (Tafel III, Figur II), die höchste Zahl, welche bis jetzt bei *Oenothera* gefunden worden ist. Die Rosette war kräftig entwickelt, die Blätter waren groß und *lata*-artig. Leider kam diese Pflanze nicht zur Blüte und starb während des Winters ab. Wahrscheinlich war diese Kombination entstanden durch das Zusammentreffen einer Eizelle von *biennis semigigas* mit 8 Chromosomen mit einem tetraploiden Pollenkorn. Tatsächlich ist von Gates (153) das Vorkommen solcher Körner gezeigt worden. So wären bei *Oenothera* bei weiterer Kultur vielleicht auf experimentellem Wege dieselben Verhältnisse nachzuweisen, wie Tahara[1]) sie für die Gattung *Chrysanthemum* beschrieben hat.

Zum Schluß sei hier noch ein *velutina*-Typus mit 26 Chromosomen erwähnt. Diese Pflanze hatte ein graues Aussehen, weil alle Teile kurz und dicht behaart waren. Sehr auffallend war die lockere Traube: die kleinen *biennis*-Blüten waren weit auseinander gerückt. Der Stengel war gerippt und stark gedreht; in seinem oberen Teil waren die Rippen schön rot gefärbt.

Nur für eine Kreuzung wurde der Pollen von *biennis semigigas* benützt. Die Resultate stimmen hier nicht nur mit der korrespondierenden Kreuzung von *Lamarckiana semigigas* überein, sie sprechen sogar noch stärker für die dort geäußerte An-

[1]) Bot. Mag. of Tokyo Vol., XXIX, 1915.

sicht. Von den 41 Pflanzen hatten 33 Exemplare 28 Chromosomen. Die Abweichungen waren hier also nicht sehr zahlreich und beschränkten sich auf die Zahlen 27 und 29. Auch hier dürfen wir sie wohl gewissen Unregelmäßigkeiten der Eizellen von *Lamarckiana gigas* zuschreiben. Die Befruchtung erfolgt nur durch dreieckige Körner mit 7 Chromosomen (diese fehlen hier zufälligerweise) oder durch viereckige Körner mit 14. Es ist anzunehmen, daß auch hier der Pollen mit den dazwischenliegenden Chromosomenzahlen zugrunde geht und die sterilen Körner bildet. Die Verhältnisse im Pollen stimmen im großen und ganzen mit denjenigen bei *Oe. Lamarckiana semigigas* überein. Im Sommer 1913 wurde eine Zählung ausgeführt, wie diese schon für *Lamarckiana semigigas* beschrieben worden ist. Die Ergebnisse sind folgende:

| Körnerzahl | dreieckig steril | viereckig steril | dreieckig fertil | viereckig fertil |
|---|---|---|---|---|
| 227 | 99 | 65 | 35 | 28 |
| 117 | 50 | 33 | 16 | 18 |
| 463 | 230 | 120 | 63 | 50 |
| 807 | 379 (47 %) | 218 (27 %) | 114 (14 %) | 96 (12 %) |

Auch hier sind drei Viertel steril, indem die dreieckigen fertilen Körner überwiegen. Die Pollenmenge ist hier aber überhaupt geringer als bei *Oe. Lamarckiana semigigas.*

Die Resultate dieser Kreuzung brauchen nicht ausführlicher besprochen zu werden. Die Variabilität im Habitus verschiedener Pflanzen, auch bei denjenigen mit 28 Chromosomen, war noch ziemlich groß. Diese Pflanzen sind zu betrachten als Bastarde von *Oe. Lamarckiana gigas* und *Oe. biennis gigas,* also von einem Typus, der selbst noch nicht existiert, obgleich man nach den neuesten Auffassungen von Lotsy (289) überhaupt nicht mehr von Bastarden bei *Oenothera* reden darf. Nur eine Pflanze soll hier noch erwähnt werden (Tafel VII). Im Habitus ähnelte sie den anderen Individuen, zeigte aber in der Blüte ein charakteristisches Merkmal: die Kelchröhre war abnorm kurz, so daß die Blüten den Eindruck machten, als ob sie direkt dem Fruchtknoten aufsäßen. Im Laufe der Blühperiode wurde dieses Merkmal weniger deutlich, war aber doch immer zu konstatieren. Weil Pollen nicht in genügender Menge zur Verfügung stand, wurde mit *Lamarckiana gigas* bestäubt. Die Nachkommenschaft war aber stark heterogen und zeigte alle Übergänge in der Länge der Kelchröhre, so daß sich nicht entscheiden ließ, wie dieses Merkmal sich verhält. Überhaupt ist dies nicht möglich, wo man zu tun hat mit *gigas*-Kreuzungen. Auf die Ursachen dieser Erscheinung kommen wir später zurück.

## § 3. Übersicht der Resultate.

Aus den beiden vorigen Paragraphen geht hervor, daß die Chromosomenzahlen der Eizellen triploider Formen zwischen 7

und 14 schwanken; unter bestimmten Bedingungen sind sie alle lebensfähig. Auch für die Pollenkörner darf man dieselben Verhältnisse annehmen, in dem Sinne, daß hier nur die Körner mit 7 oder 14 Chromosomen lebensfähig sind. Die Körner mit dazwischenliegenden Zahlen müssen zugrunde gehen. Wie ist dies nun zu erklären? Bei den diploiden Formen sind die Pollenkörner dreieckig und besitzen 7 Chromosomen. Bei den tetraploiden Formen ist die Körnerform viereckig und ihr Pollen führt 14 Chromosomen. Hier zeigt sich also eine neue Beziehung zwischen Zelloberfläche und Chromatinmasse des Kerns. Schon Gates (153) hat hierauf hingewiesen. Auch die anderen bekannt gewordenen *gigas*-Formen, *Oe. stenomeres-gigas* von Bartlett (35) und *Oe. grandiflora-gigas* von de Vries (532) besitzen Pollenkörner mit vier Exinezwischenkörpern. Die Form der Pollenkörner bildet das Kriterium dafür, ob man es mit einer *gigas*-Form zu tun hat. Überall, wo Lotsy (289) in seinen Versuchen das Vorkommen von *gigas*-Formen mit Fragezeichen angibt, wäre durch eine kleine Untersuchung des Pollens diese Frage zu entscheiden. Liegt eine tetraploide Form vor, so sind die Pollenkörner mit wenigen Ausnahmen viereckig und fertil. Hat man es mit einer triploiden Form zu tun, dann ist der Pollen in hohem Maße steril und setzt sich aus dreieckigen und viereckigen Körnern zusammen.

Ist nun der Schluß wirklich gerechtfertigt, daß bei triploiden Formen die dreieckigen Pollenkörner nur 7 und die viereckigen nur 14 Chromosomen besitzen können? Gegen diese Annahme sind noch einige Argumente anzuführen. Erstens kommen im Pollen dann und wann Körner von abweichender Form vor. Die Zwischenkörper sind unregelmäßig, oft nicht gut ausgebildet, ungleich groß und ihre Zahl wechselt von 3 bis 6. Es ist sehr wohl möglich, daß diese Körner eine Chromosomenzahl besitzen, welche zwischen 7 und 14 liegt, und in einer seiner letzten Abhandlungen spricht Renner (383) noch diese Vermutung aus. Auch andere Forscher (Stomps (427), Gates (159), Hance (214)) halten das Vorkommen von Pollenkörnern mit abweichender Chromosomenzahl für möglich. Gates (159) und Hance (214) geben sogar an, ihre Entstehung direkt beobachtet zu haben, was aber keinesfalls beweist, daß diese Körner auch später lebensfähig blieben und nicht zugrunde gingen.

Zweitens kamen bei den verschiedenen Kreuzungen Ausnahmen vor, welche sich durch die Annahme erklären lassen, daß die Befruchtung hier stattfand durch ein Pollenkorn mit abweichender Chromosomenzahl. Nur durch zytologische Untersuchungen ist dieser Beweis direkt zu erbringen, was möglicherweise auf außerordentliche Schwierigkeiten stoßen kann, weil die Zahl der sterilen Körner sehr groß ist und die Sterilität von verschiedenen Faktoren bedingt wird. Auch die Entstehung der Gameten mit abweichender Chromosomenzahl entscheidet nicht, weil man keinen Grund hat anzunehmen, daß sie später lebensfähig sind. Das Zusammenschrumpfen findet erst während der Exinebildung statt, wenn der Kern sich im Ruhezustand befindet.

Es gibt aber einige wichtige Argumente, welche trotzdem unsere Ansichten stützen. Erstens kann auf die Untersuchungen von Rosenberg[1]) bei *Drosera* hingewiesen werden. Die somatische Chromosomenzahl von *Drosera longifolia* beträgt 20, die von *Drosera rotundifolia* 40. Bei der Untersuchung der Reduktionsteilung von *Drosera obovata*, eines Bastards von *Drosera longifolia* und *Drosera rotundifolia*, welcher wie eine *semigigas* auch die intermediäre Chromosomenzahl der Eltern besitzt, also 30, fand Rosenberg[2]), daß die Verteilung der Chromosomenzahl bei der heterotypischen Teilung auf verschiedene Weisen stattfindet, z. B. in 10 und 20, 15 und 15 usw. Auch beobachtete er, daß bisweilen einige überzählige Chromosomen außerhalb der Tochterkerne blieben[3]). Bei der weiteren Untersuchung zeigten sich interessante Erscheinungen, die sich ganz denjenigen bei *Oenothera* anschließen. Die Mehrzahl der Pollenkörner ging zugrunde. Daneben wurden aber auch gut ausgebildete Tetraden gefunden, bei denen eine Dualität zu beobachten war: die Zellpaare waren deutlich in Form und Größe verschieden[4]). Die eine Hälfte stimmte mit Körnern von *Dr. rotundifolia*, die andere mit denjenigen von *Dr. longifolia* überein. Wahrscheinlich hatte hier also eine Verteilung der Chromosomen in 20 und 10 stattgefunden. Außerdem stellte Rosenberg fest, daß solche unregelmäßige Verteilungen auch bei der Embryosackbildung auftreten, aber hier war Embryoentwicklung möglich.

Wie bei *Oenothera*, so scheint auch hier eine enge Beziehung zu bestehen zwischen Chromatinmasse und Zelloberfläche, welche sich in den Pollenkörnern äußert. Die Resultate dieser Untersuchungen bilden eine glänzende Bestätigung unserer Ansichten über die Verhältnisse bei *Oenothera*.

Wären die Ausnahmen zustandegekommen durch Befruchtung mit einem Pollenkorn von abweichender Chromosomenzahl, dann ist nicht einzusehen, warum die Anzahl dieser Pflanzen so gering ist und warum die Abweichung beschränkt ist auf ein einziges Chromosom. Bei Kreuzungen mit einer triploiden Form als Mutterpflanze haben wir ja eben gesehen, daß die abweichenden Zahlen im allgemeinen vorherrschen. Auch bilden die normalen Formen ziemlich häufig Eizellen, deren Chromosomenzahl eins mehr, oder bei *gigas* auch eins weniger ist. Daß bei normal ausgebildeten Pollenkörnern Zahlenabweichungen von einem Chromosom nicht existieren, beweisen uns die Pflanzen mit 15 Chromosomen, von welchen jetzt eine ganze Reihe bekannt geworden

---

[1]) Rosenberg, O., Cytologische und Morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. K. Svensk Vet. Ak. Handl., XLIII, 1909, p. 63, 33 Textfig., 4 Tafeln.

[2]) — Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes. Ber. d. d. bot. Ges., XII, 1904, S. 47—53, mit Tafel IV.

[3]) — Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. d. bot. Ges., XXI, 1903, S. 110—119, Tafel VII.

[4]) — Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Särtryck ur BotaniskaStudier, Upsala 1906, p. 237—243, 5 Fig.

ist. Sie bilden Gameten mit 7 und 8 Chromosomen, was direkt von Hance (214) nachgewiesen wurde. Bei Selbstbestäubung spalten sie immer den Muttertypus ab. Niemals ist noch eine Pflanze mit 16 Chromosomen aufgetreten, von der man erwarten dürfte, daß sie stark in Habitus abweichen würde. Aber noch besser wird unsere Behauptung gestützt durch die Tatsache, daß, wenn man den Pollen dieser Pflanzen für eine Kreuzung benützt, niemals Pflanzen mit 15 Chromosomen auftreten. Durch eine ganze Reihe von Untersuchungen ist dies von de Vries einwandfrei gezeigt worden. De Vries hat hieraus schon den Schluß gezogen, daß der Pollen dieser Formen tatsächlich nicht von demjenigen von *Lamarckiana* verschieden ist, und er nennt diese Erscheinung Heterogamie. Daß diese Formen aber mit den echten heterogamen Arten (*biennis, muricata* usw.) nichts zu tun haben, wird später ausführlich gezeigt werden.

Es ist anzunehmen, daß die Gameten mit 8 Chromosomen im Pollen zugrunde gehen, weil kein Gleichgewichtszustand erreicht wird zwischen Chromatinmasse und Zelloberfläche. Tatsächlich sind alle Formen mit 15 Chromosomen ausgezeichnet durch eine größere Sterilität des Pollens.

Nachfolgende Tabelle ist zusammengestellt aus den Untersuchungen von de Vries und zeigt deutlich den Unterschied in den Resultaten, wenn man eine Form mit 15 Chromosomen (*cana, pallescens lactuca, lata, scintillans*) als Mutter- oder als Vaterpflanze benützt.

| Kreuzung: | Resultate: |
|---|---|
| *Lam. lata* × *Lam.* | *Lam. lata* + *Lam.* (518) |
| *Lam. cana,* mit sich selbst bestäubt | *Lam. cana* + *Lam.* (517) |
| *Lam. pallescens,* mit sich selbst bestäubt | *Lam. pallescens* + *Lam.* (517) |
| *Lam. lactuca,* mit sich selbst bestäubt | *Lam. lactuca* + *Lam.* (517) |
| *Lam. scintillans,* mit sich selbst bestäubt | *Lam. scintillans* + *Lam.* (505, 519) |
| *Lam. lata* × *suaveolens* | *lata*-Formen + Bastarde mit 14 Chr. (528) |
| *Lam. scintillans* × *Lam.* | *Lam. scintillans* + *Lam.* (505) |
| *rubrinervis* × *Lam. cana* | *Lam.* + *subrobusta* (534) |
| *rubrinervis* × *Lam. scintillans* | *Lam.* + *subrobusta* (505, 534) |
| *Lam.* × *Lam. scintillans* | *Lam.* (505) |
| *muricata* × *Lam. scintillans* | *laeta* + *velutina* (505) |
| *Hookeri* × *Lam. scintillans* | *laeta* + *velutina* (505) |
| *biennis Chicago* × *Lam. scintillans* | *densa* + *laxa* (505) |

Was die unregelmäßig geformten Körner anbetrifft, so ist es noch immer möglich, daß sie eine abweichende Chromosomenzahl besitzen und daß sie also die Ausnahmen verursachen können.

Ihre Zahl ist aber gering. Es tut auch nichts zur Sache, ob diese einzelnen Abweichungen zustandekommen durch Befruchtung mit diesen Körnern oder durch eine abweichende Chromosomenzahl in den Eizellen der Mutterpflanze; für die normalen drei- und viereckigen Körner ist zur Genüge bewiesen worden, daß ihre Chromosomenzahl 7 oder 14 betragen muß. Hiermit ist eine enge Beziehung zwischen Chromatinmasse und Zelloberfläche nachgewiesen. Das Vorkommen der unregelmäßigen Körner bildet kein ausschlaggebendes Argument gegen diese Annahme.

---

# Abschnitt III.

# Die Nachkommenschaft triploider Formen.

## § 1. Oenothera Lamarckiana semigigas.

Schon oft ist angegeben worden, daß triploide Formen fast selbststeril seien. Auf *Oe. biennis semigigas* läßt sich dieses Urteil wohl anwenden. Für *Oe. Lamarckiana semigigas* dagegen ist es etwas übertrieben. Wenn dort die künstliche Bestäubung sorgfältig ausgeführt wird, so entstehen meistens in jeder Frucht einige Samen. Im Vergleich mit *Oe. Lamarckiana* ist diese Samenproduktion äußerst gering, und immer sind die entwickelten Samen pro Frucht leicht zu zählen.

Die künstlichen Bestäubungen wurden ausgeführt in den Jahren 1914, 1915 und 1916 und es wurden in den auf die Samenbildung folgenden Jahren 3, 1 und 25 Pflanzen erhalten. In diesen Zahlen sind diejenigen nicht inbegriffen, welche in den Keimschalen zugrunde gingen und deren Zahl nicht unbedeutend war. Die Samen keimten außerordentlich unregelmäßig, und die jungen Pflanzen wuchsen sehr ungleich schnell.

Schon als Rosetten zeigten die Pflanzen eine große Mannigfaltigkeit. Die verschiedensten Blattypen waren vorhanden. Von allen Exemplaren wurde die Chromosomenzahl bestimmt. Diese schwankte zwischen 14 und 28; als Ausnahme wurde bei einer Pflanze die Zahl 32 gefunden. Nachfolgende Zahlen wurden nachgewiesen: $1 \times 14$, $4 \times 15$, $3 \times 16$, $1 \times 18$, $1 \times 21$, $5 \times 23$, $5 \times 24$, $4 \times 25$, $1 \times 26$ und $3 \times 28$. Noch deutlicher trat die Habitusvariation zutage bei der Stengelbildung und Blüte, wobei die eigentümlichsten Merkmalkombinationen zum Vorschein kamen. Im allgemeinen waren die sämtlichen Pflanzen in zwei Gruppen unterzubringen: schwachwüchsige, mehr der *Lamarckiana* ähnliche mit niedriger Chromosomenzahl und mehr oder weniger *gigas*-artige mit hohen Chromosomenzahlen. Eine Anzahl dieser Pflanzen ließ sich mit bekannten Formen von *Lamarckiana* identifizieren oder mit Typen, welche auch in den Kreuzungen *Lamarckiana semigigas* × *Lamarckiana* und *Lamarckiana semigigas* × *Lamarckiana gigas* auftraten. Man bekommt ganz den Eindruck, daß die Bestäubung zum Teil mit *Lamarckiana*, zum Teil mit *Lamar-*

*ckiana gigas* stattgefunden hat und nach dem, was wir vom Pollen von *Lamarckiana semigigas* im vorigen Abschnitt ausgeführt haben, ist dies denn auch tatsächlich der Fall.

Über die Häufigkeit der Zahlen ist nicht viel zu sagen, weil die Anzahl der untersuchten Pflanzen zu niedrig ist. Man darf aber eine zweigipfelige Kurve erwarten, wo die Gipfel bei den Zahlen 16—17 und 24—25 liegen. Tatsächlich deuten die erhaltenen Resultate schon etwas darauf hin. Auch ist der Tatsache Rechnung zu tragen, daß viele Kombinationen mit niedriger Chromosomenzahl nicht lebensfähig sind infolge der erblichen Verhältnisse. In den Resultaten kommt diese Erscheinung schön zum Ausdruck. Obschon im Pollen die dreieckigen Körner überwiegen und man erwarten sollte, daß die meisten Pflanzen eine Chromosomenzahl besitzen, welche 21 oder weniger beträgt, war die Pflanzenzahl mit mehr als 21 Chromosomen zweimal so groß. Das Absterben vieler Kombinationen ist vielleicht eine der wichtigsten Ursachen für die geringen Resultate dieser Bestäubungen. So hat sich ergeben, daß *Lamarckiana semigigas* bei Selbstbestäubung nicht konstant ist, sondern in eine große Zahl von Typen aufspaltet, welche eine verschiedene Chromosomenzahl besitzen. Das Zustandekommen dieser Zahlen ist nach den Auseinandersetzungen im vorigen Abschnitt leicht einzusehen.

Es mag nun eine Besprechung der aufgetretenen Typen folgen. Die Pflanze mit 14 Chromosomen war eine normale *Lamarckiana*, die mit 21 Chromosomen war identisch mit *Lamarckiana semigigas*, während die drei Pflanzen mit 28 Chromosomen typische *gigas*-Exemplare darstellten. Auch die Zusammensetzung des Pollens stimmte mit dieser Identifizierung überein. Von den Pflanzen mit 15 Chromosomen waren zwei Exemplare identisch mit *Lamarckiana lata* und *Lamarckiana pallescens*. Eine Pflanze mit 24 Chromosomen gehörte zum Typus, welcher in einigen Exemplaren in der Kreuzung *Lamarckiana semigigas* × *Lamarckiana gigas* aufgetreten war und dort als *blandina gigantea* bezeichnet wurde; während eine Pflanze mit 25 Chromosomen mit dem Typus *blanda-gigantea* derselben Kreuzung zu identifizieren war.

Eine merkwürdige Erscheinung zeigte eine Pflanze mit 23 Chromosomen. Sie war nicht imstande, ihre Blüten nach der Bestäubung abzuwerfen, diese blieben fest auf dem Fruchtknoten sitzen. Eine Trennungsschicht wurde also nicht gebildet. Wenn die Blüteperiode schon längst vorüber war, saßen bei dieser Pflanze alle Blüten noch an ihrer Stelle und waren ganz bedeckt mit *Heterosporium variabile* Cooke.

Eine Form mit 16 Chromosomen erinnerte in gewissen Merkmalen an *Lamarckiana cana*. Die Blätter waren dunkelgrün, stark zugespitzt und deutlich gestielt. Sehr charakteristisch war ihre Haltung: Gipfel stark nach unten gerichtet und Oberseite stark konvex. Dieses letztere kann so weit gehen, daß die gegenseitigen Ränder einander berühren und das Blatt wie zusammengefaltet erscheint. Der Stengel war zwei Meter hoch, sehr dünn

und schlaff, so daß wiederholtes Aufbinden notwendig war. Die Blüten waren kleiner als bei *Lamarckiana* und ausgeprägt glockenförmig. Die Knospen stimmten ganz mit denjenigen von *Lamarckiana cana* überein. Selbstbestäubung hatte keinen Erfolg. Der Pollen war sehr steril und nur in geringer Menge ausgebildet.

Zum Schluß sei hier noch eine Pflanze mit 15 Chromosomen erwähnt, welche die interessanteste Form bildet, die überhaupt auftrat. Sie wurde *Oe. de Vriesii* benannt, und wird später besprochen.

## § 2. Oenothera biennis semigigas.

Schon von Stomps (423) ist angegeben worden, daß *Oe. biennis semigigas* fast selbststeril ist. Samen wurden bei Selbstbestäubung von ihm nicht erhalten. Wir können diese Ansicht bestätigen. Ungeachtet aller Sorgfalt und Mühe waren die Resultate äußerst gering. Eine Selbstbestäubung, welche im Jahre 1913 ausgeführt wurde, hatte gar keinen Erfolg. 1914 wurde sie wiederholt, und es wurden einige Samen erhalten, wovon 1915 ein Exemplar keimte und eine Pflanze mit 25 Chromosomen lieferte. Die Blätter waren breiter, heller grün und weißnervig. Dieses Exemplar blühte erst 1916: Höhe ± 3/4 m; Knospen dick aufgeblasen und kurz; Blüten klein, halb so groß wie von *biennis*; Pollen sehr steril, aus dreieckigen Körnern zusammengesetzt, Menge gering. Auffallend waren die kleinen Blüten bei der hohen Chromosomenzahl. Im Jahre 1915 wurde die Selbstbestäubung wiederholt bei drei Pflanzen. Die Resultate waren aber nicht besser. 1916 wurde nur eine Pflanze mit 26 Chromosomen erhalten, auch ein kleinblütiger Typus.

Obgleich die Resultate hier sehr mangelhaft sind, geht doch das eine deutlich daraus hervor: nach Selbstbestäubung ist auch diese triploide Form nicht konstant.

Über die Ursachen der großen Sterilität können wir nur Mutmaßungen aussprechen. Obschon die Pollenmenge weniger groß ist als bei *Lamarckiana semigigas*, so ist doch nicht anzunehmen, daß dies die einzige Ursache ist. Wahrscheinlich ist die Hauptsache in erblichen Verhältnissen zu suchen und darf man hier annehmen, daß die meisten Kombinationen zugrunde gehen. Weil bis jetzt alle Typen mit abweichender Chromosomenzahl ausgesprochen weißnervig sind, spielt der Rubenskomplex hier zweifellos eine wichtige Rolle.

## § 3. Zusammenfassung der Resultate.

Das wichtigste Ergebnis der in den beiden vorangegangenen Abschnitten beschriebenen Versuche ist die Inkonstanz triploider Formen. Sie spalten nach Selbstbestäubung in eine große Zahl von Typen mit verschiedenen Chromosomenzahlen auf. Diese Typen waren zum Teil zu identifizieren mit Formen, die als Mutanten der normalen Formen beschrieben worden sind oder die schon in anderen Kreuzungen von triploiden Formen mit normalen aufgetreten waren.

Hiermit stehen die Resultate anderer Forscher im Einklang. Die wichtigsten auf diesem Gebiete sind die Untersuchungen von Fräulein Lutz (297). Sie erhielt bei Selbstbestäubung von triploiden Formen ebenfalls eine heterogene Nachkommenschaft mit verschiedenen Chromosomenzahlen. Von ihr wurden die Zahlen 14, 15, 21, 22, 23 und 29 gefunden. Nur einmal trat die Zahl 14 auf, was auch in unseren Versuchen der Fall war. Die Zahlen 21 und 22 kamen aber, im Gegensatz zu unseren Befunden, häufig vor. Es sei aber darauf hingewiesen, daß ihre triploiden Formen von einer Kreuzung von *Lamarckiana lata* mit *Lamarckiana gigas* herstammten; es ist also möglich, daß hier keine reinen triploiden Formen vorlagen.

Auch Davis (81) hat sich mit triploiden Formen beschäftigt und besonders auf ihre Sterilität hingewiesen. Diese scheint sich bei Bastarden von *Oe. Lamarckiana gigas* und *Oe. muricata* stark zu äußern (91, 100). Zahlreich ausgeführte Selbstbestäubungen hatten hier gar keinen Erfolg. Wichtig für unsere Ansicht und mit unseren Befunden ganz im Einklang stehend, sind noch die Resultate einer Kreuzung zwischen einem triploiden Bastard von *Oe. muricata* × *Oe. Lamarckiana gigas* und *Oe. Lamarckiana gigas*, welche sich vergleichen läßt mit unserer Kreuzung *Lamarckiana semigigas* × *Lamarckiana gigas*. Die $F_1$ bestand aus 37 Pflanzen, welche im Habitus stark variierten („hardly two of which were alike"). Davis glaubte, daß diese Erscheinungen mit den abweichenden Chromosomenzahlen zusammenhingen, gibt aber hierüber keine weitere Angaben.

Aus den Untersuchungen von Lutz und Davis geht also ebenfalls deutlich hervor, daß von einer Konstanz der triploiden Formen nicht die Rede ist. Völlig in Widerspruch damit stehen die verschiedenen Angaben von de Vries.

So findet man in dem zweiten Band der Mutationstheorie (473) angegeben, daß bei der Kreuzung von *Lamarckiana* und *Lamarckiana gigas* wieder *gigas*-Pflanzen entstehen. Es ist unklar, wie es möglich war, daß de Vries hier *semigigas* mit *gigas* verwechselt hat. Beide Formen sind deutlich voneinander verschieden, indem die *semigigas* stark der normalen *Lamarckiana* ähnelt.

In einer späteren Abhandlung (494) gibt de Vries an, daß bei Kreuzung von *Lamarckiana gigas* mit anderen Formen einförmige intermediäre und konstante Bastarde erhalten werden, m. a. W. wenn man *Lamarckiana gigas* mit einer normalen Form kreuzt, entsteht ein triploider Bastard. Dieser ist intermediär zwischen beiden Eltern, einförmig und bleibt in den folgenden Generationen konstant. Auf den intermediären Charakter dieser Formen und auf die Einförmigkeit kommen wir später zurück. Wie ist nun de Vries dazu gekommen, diese Formen als konstant zu betrachten?

Nach de Vries ist *Oe. Lamarckiana gigas* eine neue progressiv entstandene Art, und weil es nach ihm das Kriterium der echten elementaren Arten ist, daß sie in Kreuzungen intermediäre,

konstante Bastarde geben, war es für ihn selbstredend, daß auch die *Oe. gigas* diese Erscheinung zeige. Tatsächlich trat in einer dieser Kreuzungen eine Erscheinung auf, welche diese Hypothese direkt stützte. Obgleich Bastarde von *Lamarckiana gigas* sich immer durch große Pollensterilität auszeichnen, trat in einer Kreuzung *Lamarckiana gigas* × *Lamarckiana* zwischen 62 Exemplaren eine Pflanze auf, welche sehr fertil war und reichliche Samenernte lieferte. Von diesem Exemplar, dessen Chromosomenzahl nicht untersucht wurde, züchtete de Vries sechs Generationen. Die Pflanzen gehörten immer einem und demselben Typus an. Die späteren Generationen wurden von Geerts (192), Stomps (427) und von mir auf ihre Chromosomenzahl untersucht. Diese war immer 14, und damit war auch die Konstanz erklärt. Es handelte sich hier um einen *Lamarckiana*-Typus, welcher nur in einzelnen Merkmalen etwas von der normalen Form abwich. Ihr Entstehen läßt sich erklären aus der Tatsache, daß *Lamarckiana gigas* imstande ist, dann und wann Eizellen und Pollenkörner mit 7 Chromosomen zu produzieren, was durch Unregelmäßigkeiten der Reduktionsteilung verursacht werden kann. Tatsächlich kann man bei genauer Durchmusterung des Pollens dann und wann ein dreieckiges Korn beobachten.

Diese Form mit 14 Chromosomen hat natürlich nichts zu tun mit normalen triploiden Formen.

Die Ansichten von de Vries, die von Stomps (427) restlos übernommen wurden, stützen sich zum größten Teil auf das Auftreten dieser einen Pflanze mit 14 Chromosomen zwischen wirklich triploiden Bastarden, aber auch bei anderen Versuchen glaubte er, denselben Schluß ziehen zu können. Aus einer Kreuzung *Lamarckiana gigas* × *Lamarckiana brevistylis* umfaßte die $F_2$ 87 blühende Pflanzen, welche einem und demselben Typus angehören sollten. Detailangaben fehlen aber ganz. In der genannten Abhandlung bezeichnet de Vries die Bastarde von *Lamarckiana* und *gigas* als identisch mit denjenigen von *gigas* und *rubrinervis*, indem *biennis* × *Lamarckiana gigas* denselben Bastard liefern soll wie *Lamarckiana gigas* × *biennis*, Angaben, welche dringend einer Nachprüfung bedürfen. Unserer Meinung nach ist es eben die große Variabilität gewesen, welche bei den Bastarden all dieser Kreuzungen auftrat und von de Vries als etwas Untergeordnetes betrachtet worden ist. Stomps vertritt völlig die Ansichten von de Vries 1912 (422), wenn er sagt: *gigas* × *Lamarckiana* ist intermediär und konstant und hat 14 Chromosomen. Es ist unverständlich, daß er die Untersuchung der *Hero*-Individuen nicht herangezogen hat, um diese Angaben etwas genauer zu prüfen. Unter *Hero*-Pflanzen versteht man triploide Formen aus Kreuzungen von *Oe. Lamarckiana* mit *Oe. muricata, atrovirens* oder *Millersi*. Während weitaus die meisten Keimpflanzen dieser Kreuzungen nur gelbe Blätter haben und zugrunde gehen, sind die triploiden Formen grün und lebensfähig. Stomps (422) untersuchte eine Anzahl dieser Pflanzen und fand immer 21 Chromosomen.

Von diesen *Hero*-Pflanzen züchtete de Vries weitere Generationen und hat sie in seiner „Gruppenweise Artbildung“ beschrieben (505). Erst 1916 folgte die zytologische Untersuchung von Stomps (427), und zusammengefaßt mit den Ergebnissen von de Vries bildet sie eine Bestätigung unserer Versuche. Die verschiedenen Generationen der *Hero*-Individuen zählten nur wenige Exemplare, weil alle Pflanzen sich durch große Sterilität auszeichneten. Obschon de Vries im Anschluß an seinen früher geäußerten Standpunkt diese Generationen als konstant bezeichnet, gibt er weiterhin Detailangaben (505, Seite 330—333), aus denen sich ganz gegenteiliges herauslesen läßt. Es geht daraus hervor, daß oft sehr verschiedene Typen auftraten und im Anschluß daran fand Stomps auch verschiedene Chromosomenzahlen. Da er aber die Ansicht vertritt, daß diese verschiedenen Zahlen für die Ausbildung des Habitus keine Bedeutung hätten, hat er die weiteren Angaben von de Vries unberücksichtigt gelassen.

Im folgenden sind die diesbezüglichen Ergebnisse aus den Untersuchungen von de Vries und Stomps zusammengestellt:

1. (*Lamarckiana* × *atrovirens*) *Hero*.

   Die $F_1$ zählte im Jahre 1907 5 Pflanzen: „Drei waren ihren Eltern gleich, somit *Hero*, zwei hatten zwar dicke Blütenknospen, aber einen viel mehr gedrungenen Bau; sie erreichten nur 50 cm an Höhe und setzten fast gar keine Früchte an, usw.“ Die $F_3$ von diesen verschiedenen Typen sollte wieder konstant sein! Stomps untersuchte davon 3 Pflanzen und fand die Zahlen 26, 25 und 26. Von einer vierten Generation bestimmte er noch für zwei Pflanzen die Chromosomenzahl und fand bei beiden Individuen 27 Chromosomen. Im Jahre 1912 erhielt de Vries wieder eine zweite Generation: „Auch diese trugen alle Merkmale der *Hero*.“ Stomps untersuchte 5 Pflanzen und fand die Zahlen 24, 26, 28, 28 und 28. Erstens sei darauf hingewiesen, daß von den 126 Pflanzen nur 14 geblüht haben! Und zweitens hat de Vries offenbar hier wieder echte *gigas*-Formen (Typen mit 28 Chromosomen) mit triploiden Formen (*Hero*) verwechselt.

2. (*Lamarckiana* × *syrticola*) *Hero*.

   Die $F_2$ „umfaßte nur drei Pflanzen, von denen nur eine geblüht hat; diese glich den *Hero*-Exemplaren von *Oe. Lamarckiana* × *cruciata* durchaus, bildete aber nach Selbstbefruchtung gar keine Früchte“. Stomps zählte bei dieser Pflanze 24 Chromosomen. Die beiden anderen Exemplare waren schmalblätterig!

3. (*Lamarckiana* × *Millersi*) *Hero*.

   Die $F_2$ zählte drei Pflanzen: „von denen zwei zu schwach blieben, die dritte aber die Merkmale der *Hero* völlig entfaltete“. Im Jahre 1912 erhielt de Vries

> wieder eine zweite Generation, „welche im ganzen 16 Pflanzen umfaßte. Von diesen waren einige zu schwach, während die sieben besten den Sommer über am Leben blieben, im Juli ihre Stengel bildeten und im August blühten. Ich verglich sie mit einer benachbarten Kultur von *Oe. gigas* × *Millersi* und fand keine wesentlichen Unterschiede. Es gab zwei breitblättrige und fünf in verschiedenen Graden schmalblättrige unter ihnen"! Nur von einem Exemplar bestimmte Stomps die Chromosomenzahl. Diese betrug 23.

Weiter sei hier noch hingewiesen auf Kreuzungen von *Hero*-Pflanzen mit *Oe. Lamarckiana, Oe.* (*muricata* × *Lamarckiana*) *laeta* oder *Oe. Lamarckiana* × *biennis* von de Vries. Sie sind zu vergleichen mit unseren Kreuzungen *Lamarckiana semigigas* × *Lamarckiana* oder *biennis*. „Aus jeder einzelnen Kreuzung entstand dabei eine äußerst formenreiche Gruppe, welche teils bekannte Mutanten (z. B. *Oe. lata, Oe. scintillans* und *Oe. oblonga*) in ziemlich hohen Prozentzahlen wiederholte, teils ganz neue Typen umfaßte, von denen einige aus jeder Kreuzung in mehreren Exemplaren, andere aber seltener gesehen wurden." De Vries betrachtet diese Erscheinungen als Erhöhung der Mutabilität durch geeignete Kreuzungen. Ohne Zweifel liegen hier aber ähnliche Fälle vor, wie sie von uns gefunden worden sind und wird das heterogene Aussehen durch abweichende Chromosomenzahlen bedingt. Obschon also die Angaben von de Vries in dieser Richtung sehr lückenhaft sind, geht auch aus ihnen deutlich hervor, daß von einer Konstanz dieser triploiden *Hero*-Formen keine Rede sein kann. Seine Detailangaben stimmen mit unseren Resultaten überein, seine Deutung derselben dagegen ist irrig. Auch seine weiteren allgemeinen Angaben stimmen nicht mit unseren Befunden überein. So sollten (*gigas* × *Lamarckiana*) × *gigas* und *gigas* × (*gigas* × *Lamarckiana*) intermediär sein zwischen x und *gigas* und (*gigas* × *Lamarckiana*) × *Lamarckiana* und *Lamarckiana* × (*gigas* × *Lamarckiana*) intermediär zwischen x und *Lamarckiana*, was den Resultaten des zweiten Abschnittes völlig widerspricht.

Daß ein direkter Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Habitus existiert, geht auch hervor aus den Versuchen von Federley[1]). Die Spermatozyten des Bastardes von *Smerinthus populi* und *Smerinthus populi* var. *austauti* besitzen eine Chromosomenzahl, welche zwischen 28 und 33 schwankt und infolgedessen ist die $F_2$ sehr bunt. Mit Recht behauptet auch Federley, daß diese Erscheinung mit Mendelschen Spaltungen nichts zu tun hat.

Triploide Formen, wo sie auch entstehen, sind in späteren Generationen immer inkonstant, und diese Erscheinung wird verursacht durch unregelmäßige Chromosomenverteilung bei der Gametenbildung.

[1]) Federley, Harry, Chromosomenstudien an Mischlingen. Finska Vetenskaps-Societetens. Förhandlingar Vol. LVII, 1914—1915, 36 p., 5 Fig.

## Resumé.

1. Die Nachkommenschaft triploider Formen ist nicht einförmig. Bei Selbstbestäubung entstehen in der $F_1$ eine große Zahl sehr verschiedener Typen. Die starke Variation im Habitus geht mit einer verschiedenen Chromosomenzahl zusammen. Diese wechselt, abgesehen von einigen Ausnahmen, zwischen 14 und 28.

2. Durch reziproke Kreuzungen zwischen triploiden Formen einerseits und di- und tetraploiden Formen andererseits konnte folgendes festgestellt werden: In den Eizellen von triploiden Formen kann die Zahl der Chromosomen zwischen 7 und 14 wechseln. Jede Anzahl ist dort lebensfähig, weil hier offenbar keine engen Beziehungen zwischen Kernmasse und Zelloberfläche (Wand des Embryosackes) existieren. Die gefundenen Chromosomenzahlen der $F^1$-Pflanzen aus solchen Kreuzungen, wo eine triploide Form als Mutterpflanze benutzt worden war, zeigen diese Variation. Hieraus geht hervor, daß die Extrachromosomen sich willkürlich über die beiden Tochterkerne verteilen, meistens so gleichmäßig wie möglich und selten ganz ungleichmäßig, also nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit. Durch direkte zytologische Beobachtungen werden diese Tatsachen bestätigt.

   Die Reduktionsteilung im Pollen verläuft nach direkten Beobachtungen ganz auf dieselbe Weise. Die Resultate derjenigen Kreuzungen, bei welchen eine triploide Form als Vaterpflanze benutzt wurde, zeigen aber, daß von den männlichen Kernen nur die Zahl 7 oder 14 mitgebracht worden ist, was mit der Ausbildung von 3 oder 4 Exinezwischenkörpern bei den Pollenkörnern verknüpft ist. Die Körner mit zwischenliegenden Zahlen gehen zugrunde und sind als sterile Körner vertreten. Ihre Menge beträgt nach ausgeführten Zählungen etwa drei Viertel. Dieser große Prozentsatz steriler Körner im Pollen ist eine der wichtigsten Ursachen der großen Selbststerilität von triploiden Formen.

3. Die Selbstbestäubung triploider Pflanzen darf als eine gemischte Bestäubung betrachtet werden. Der Pollen besteht zum Teil aus dreieckigen Körnern, welche hapliod und zum Teil aus viereckigen Körnern, welche diploid sind. Sie ist also den Kreuzungen mit der diploiden und tetraploiden Form gleichzustellen. Die Nachkommenschaft besteht dann auch aus zweierlei Typen; teilweise stimmen sie mit den Formen aus der Kreuzung mit der diploiden Form überein, zum Teil sind sie mit Formen aus der Kreuzung mit der tetraploiden Form zu identifizieren.

4. Die Typen mit abweichender Chromosomenzahl, die bei Selbstbestäubung oder Kreuzung von *Oe. Lamarckiana semigigas* auftraten, waren zum Teil mit Formen, welche de Vries aus *Oe. Lamarckiana* erhalten hat und von ihm als Mutanten beschrieben worden sind, zu identifizieren, so z. B. mit den Formen *lata*, *cana*, *pallescens* und *liquida*.

## Zitierte Literatur.

(Vorläufige Liste.)

35 Bartlett, Harley Harris, The mutations of Oenothera stenomeres. (Amer. Journ. of Bot. II. 1915. p. 100—109. 4 Fig.)

53 Brandza, Marcel, Sur l'anatomie et le développement des téguments de la graine chez les Géraniacées, Lythrariées et oenothérées. (Bullet. de la Soc. bot. de France. XXXVI. 1889. p. 417—420.)

54 — Recherches sur le développement des téguments séminaux des Angiospermes. (Compt. rend. d. séances de l'Acad. d. Sci. de Paris. CX. 1890. p. 1223—1225.)

55 — Développement des téguments de la graine. (Revue génér. de Bot. III. 1891. p. 1—32, 71—84, 105—126, 150—165, 229—240. 10 Pl.)

70 Claudel, L., Sur les matières colorantes du spermoderme dans les Angiospermes. (Compt. rend. d. séances de l'Acad. d. Sci. d. Paris. CIX. 1889. p. 238—241.)

82 Davis, B. M., Cytological Studies on Oenothera III. A Comparison of the Reduction Divisions of Oenothera Lamarckiana and Oe. gigas. (Annals of Botany. XXV. 1911. p. 941—974. Pl. 71—73.)

83 — Genetical Studies on Oenothera II. Some Hybrids of Oenothera biennis and Oe. grandiflora that Resemble Oe. Lamarckiana. (Americ. Naturalist. XLV. 1911. p. 193—233. 18 Fig.)

84 — Genetical Studies on Oenothera III. Further Hybrids of Oenothera biennis and grandiflora that Resemble Oe. Lamarckiana. (Americ. Naturalist. XLVI. 1912. p. 377—427. 15 Fig.)

86 — Mutations in Oenothera biennis L.? (Americ. Naturalist. XLVII. 1913. p. 116—121.)

90 — Genetical Studies on Oenothera IV. The Behaviour of Hybrids between Oenothera biennis and Oe. grandiflora in the Second and Third Generations. (Americ. Naturalist. XLVII. p. 449—476, 547—571. 17 Fig.)

91 — Genetical Studies on Oenothera V. Some reciprocal Crosses of Oenothera. (Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre. XII. 1914. S. 169—205. 22 Fig.)

95 — A Method of Obtaining complete Germination of Seeds in Oenothera and of Recording the Residue of sterile Seedlike Structures. (Proc. Nat. Acad. of Sci. I. 1915. p. 360.)

98 — Oenothera neo-Lamarckiana, Hybrid of Oe. franciscana Bartlett × Oe. biennis L. (Americ. Naturalist. L. 1916. p. 688—696.)

99 — Hybrids of Oenothera biennis and Oe. franciscana in the First and Second Generations. (Genetics. I. 1916. p. 197—221.)

100 — Some Inter- and Back-Crosses of F. Oenothera-Hybrids. (Genetics. II. 1917. p. 155—185. 6 Fig.)

131 Gates, R. R., Preliminary Note on Pollen Development in Oenothera lata de Vries and its Hybrids. (Science. N. S. XXV. 1907. p. 259—260.)

138 Gates, R. R The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas de Vries. (Archiv für Zellforsch. III. 1909. S. 525—553. 2 Pl.)
141 — The Behaviour of the Chromosomes in Oenothera lata × Oe. gigas. (Bot. Gazette. XLVII. 1909. p. 179—200. Pl. 12—14.)
153 — Pollen Formation in Oenothera gigas. (Annals of Botany. XXV. 1911. p. 909—949. Pl. 67—70.)
159 — Somatic Mitoses in Oenothera. (Annals of Botany. XXVI. 1912. p. 993 — 110. Pl. 86.)
171 — and Thomas, Nesta, A Cytological Study of Oenothera mut. lata and Oe. mut. semilata in Relation to Mutation. (Quart Journ. of Microsc. Sc. LIX. 1914. p. 523—572. P 35—37. 4 Fig.)
180 Geerts, J. M., Beiträge zur Kenntnis der cytologischen Entwickelung von Oenothera Lamarckiana. (Ber. d. d. bot. Ges. XXVI a. 1908. S. 608—615.)
190 — Bijdrage tot de kennis van de cytologische ontwikkeling van Oenothera Lamarckiana. (Koninkl. Akad. d. Wetensch. te Amsterdem. 1908. p. 242—248.)
191 — Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana. [Diss. 1909.] (Recueil d. Trav. Bot. Néerl. V. 1909. p. 93—208. Tafel 5—22.)
192 — Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von Oenothera gigas. (Ber. d. d. bot. Ges. XXIX. 1911. S. 160—166. Tafel VIII.)
214 Hance, R. F., Variations in the number of somatic Chromosomes in Oenothera scintillans de Vries. (Genetics. III. 1918. p. 225—275. 5 Fig. 7 Pl.)
228 Heribert-Nilsson, N., Die Variabilität der Oenothera Lamarckiana und das Problem der Mutation. (Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre. VIII. 1912. S. 89—231. Tafel 3—5. 36 Fig.)
232 — Eine Mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. (Ber. d. d. bot. Ges. XXXIV. 1916. S. 870—880.)
243 Honing, J. A., Untersuchungen an Oenothera-Früchten und Samen. (Recueil d. Trav. bot. Néerl. VIII. 1911. p. 64—96. 2 Textfig.)
257 Kayser, G., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des hystogenetischen Aufbaues der Samenschalen. (Jahrb. f. wissensch. Bot. XXV. 1893. S. 79 bis 148. Tafel IV—VII.)
258 Klebahn, H., Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen Oenotheren aus der Lüneburger Heide. (Jahrb. d. Hamb. wissensch. Anstalt. XXXI. 1913. Beihefte 3. Hamburg 1914. 64 S.)
289 Lotsy, J. P., De Oenotheren als kernchimeren. (Genetica. I. 1919. p. 7—69, 113—129.)
293 Lutz, Anne M., A Preliminary Note on the Chromosomes of Oenothera Lamarckiana and One of its Mutants, Oe. gigas. (Science. N. S. XXVI. 1907. p. 151—152. 2 Fig.)
297 — Triploid Mutants in Oenothera. (Biol. Centralbl. XXXII. 1912. S. 385 bis 435. 7 Fig.)
377 Renner, O., Die tauben Samen der Oenotheren. (Ber. d. d. bot. Ges. XXXIV. 1916. S. 858—870.)
378 — Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. (Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre. XVIII. 1917. S. 121—294.)

380 Renner, O., Oenothera Lamarckiana und die Mutationstheorie. (Naturwissenschaften. 1918. S. 25.)
383 — Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von Oenotherabastarden. (Ber. d. d. bot. Ges. XXXVII. 1919. S. 129—135. 2 Textabb.)
401 Schouten, A. R., Mutabiliteit en Variabiliteit. (Diss. Amsterdam. 1908. 196 S. 48 Tafeln.)
421 Stomps, Th. J., Kerndeeling en synapsis bij Spinacia oleracea L. [Amsterdam 1910 Dissert.] (Biol. Centralbl. XXXI. S. 257—305.)
422 — Die Entstehung von Oenothera gigas de Vries. (Ber. d. d. bot. Ges. XXX. 1912. S. 406—416.)
423 — Mutation bei Oenothera biennis L. (Biol. Centralbl. XXXII. 1912. S. 521—535.)
424 — Das Cruciata-Merkmal. (Ber. d. d. bot. Ges. XXXI. 1913. S. 166—172.)
425 — Parallele Mutationen bei Oenothera biennis L. (Ber. d. d. bot. Ges. XXXII. 1914. S. 179—188.)
427 — Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Oenotheren. (Biol. Centralbl. XXXVI. 1916. S. 129—160.)
453 Vöchting, Hermann, Über die Ursachen der Zygomorphie der Blüten. (Ber. d. d. bot. Ges. III. 1885. S. 341.)
454 — Über Zygomorphie und deren Ursachen. (Jahrb. f. wissensch. Bot. XVII. 1886. S. 297—346. Tafel XVI—XX.)
455 Vries, Hugo, de, Sur la durée de la vie de quelques graines. (Arch. néerl. XXIV. 1891. p. 271—277.)
473 — Die Mutationstheorie I. (1901. 8 Tafeln und zahlreiche Abbildungen.) Die Mutationstheorie II. (1903. 4 Tafeln und zahlreiche Abbildungen.)
482 — Über künstliche Befruchtung von Blumen. (Aus der Natur. XI. S. 10 bis 17.)
491 — On Twin Hybrids. (Bot. Gazette. XII. 1907. p. 401—407.)
494 — Bastarde von Oenothera gigas. (Ber. d. d. bot. Ges. XXVI a. 1908. S. 754—762.)
505 — Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera. (1913. S. 365. 22 farb. Tafeln. 121 Textfig.)
510 — The Coefficient of Mutation in Oenothera biennis L. (Bot. Gazette. LIX. 1915. p. 169—196.)
513 — Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme in Samen durch Druck. (Biol. Centralbl. XXXV. S. 161—176.)
517 — New dimorphic mutants of the Oenotheras. (Bot. Gazette. LXII. 1916. p. 249—280. 5 Fig.)
518 — L'évolution des êtres organisés par sauts brusques. (Scientia. XIX. 1916. p. 19.)
519 — Croisements et mutations. (Scientia. XX. 1916. p. 12.)
528 — Mutations of Oenothera suaveolens Desf. (Genetics. III. 1918. p. 1—26. 4 Fig.)
532 — Mass Mutations and Twin Hybrids of Oenothera grandiflora Ait. (Bot. Gazette. LXV. 1918. p. 377—422. 6 Fig.)
534 — Oenothera rubrinervis, a Half Mutant. (Bot. Gazette. LXVII. 1919. p. 1—26.)

---

## Erklärung der Tafeln.

Alle Figuren sind mit dem Zeichenapparat ‚Comp. Ocular 12 und Zeiß' homogener Immersion 1/12" gezeichnet.

### Tafel II.

Fig. 1—6. *Oenothera Lamarckiana semigigas* × *Oe. Lamarckiana.* Kernplatten mit 15, 16, 17, 18, 20 und 21 Chromosomen.

Fig. 7—12. *Oenothera Lamarckiana semigigas* × *Oe. Lamarckiana gigas.* Kernplatten mit 22, 23, 24, 25, 26 und 27 Chromosomen.

### Tafel III.

Fig. 1. *Oenothera Lamarckiana semigigas* F. Kernplatte mit 32 Chromosomen.

Fig. 2. *Oe. biennis semigigas* × *Oe. Lamarckiana gigas.* Kernplatte mit 36 Chromosomen.

Fig. 3. Formen von *Oe. suaveolens.* Kernplatte mit 15 Chromosomen.

Fig. 4. (*Oe. biennis semigigas* × *Oe. Lamarckiana gigas*) × *Oe. Lamarckiana.* Kernplatte mit 19 Chromosomen.

Fig. 5. *Oe. biennis albinervis.* Kernplatte mit 15 Chromosomen.

Fig. 6. *Oe. biennis semigigas* × *Oe. biennis.* Kernplatte mit 16 Chromosomen.

Fig. 7. *Oe. Lamarckiana gigas* × *Oe. Lamarckiana semigigas.* Kernplatte mit 29 Chromosomen.

Fig. 8. *Oe. grandiflora semigigas.* Kernplatte mit 21 Chromosomen.

Fig. 9. *Oe. grandiflora gigas.* Kernplatte mit 28 Chromosomen.

Fig. 10. *Oe. grandiflora gigas-nanella.* Kernplatten mit 27 Chromosomen.

Fig. 11 u. 12. *Oe. Lamarckiana liquida.* Kernplatten mit 15 Chromosomen.

Fig. 13 u. 14. *Oe. Lamarckiana oblonga.* Kernplatten mit 15 Chromosomen.

Fig. 15. *Oe. Lamarckiana lactuca.* Kernplatte mit 15 Chromosomen.

Fig. 16. *Oe. Lamarckiana pallescens.* Kernplatte mit 15 Chromosomen.

### Tafel IV.

Bau und Entwicklung der harten Samenschicht:

a) Querschnitt durch die Schale eines reifen Samens,

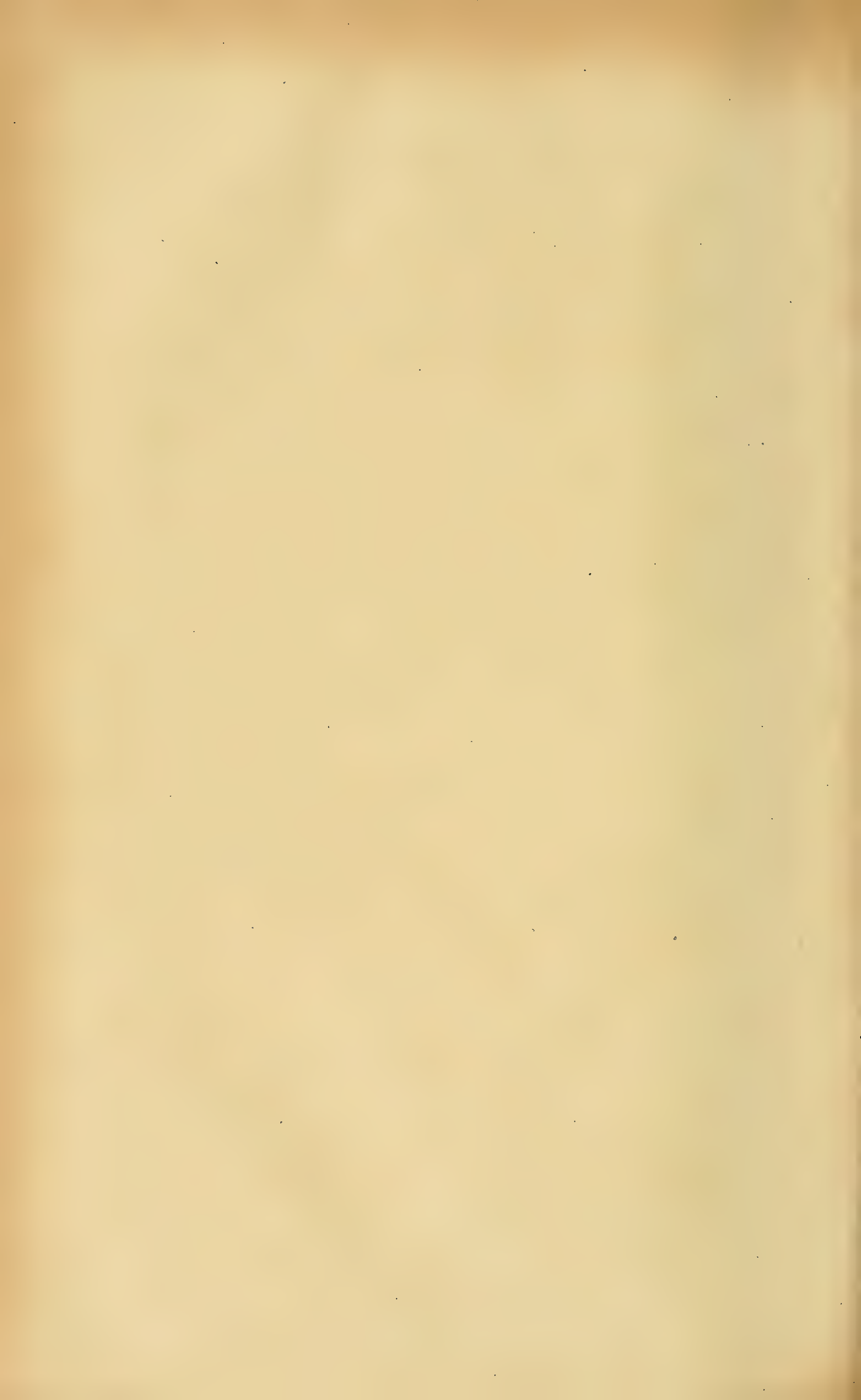
b) Längsschnitt durch das innere Integument,

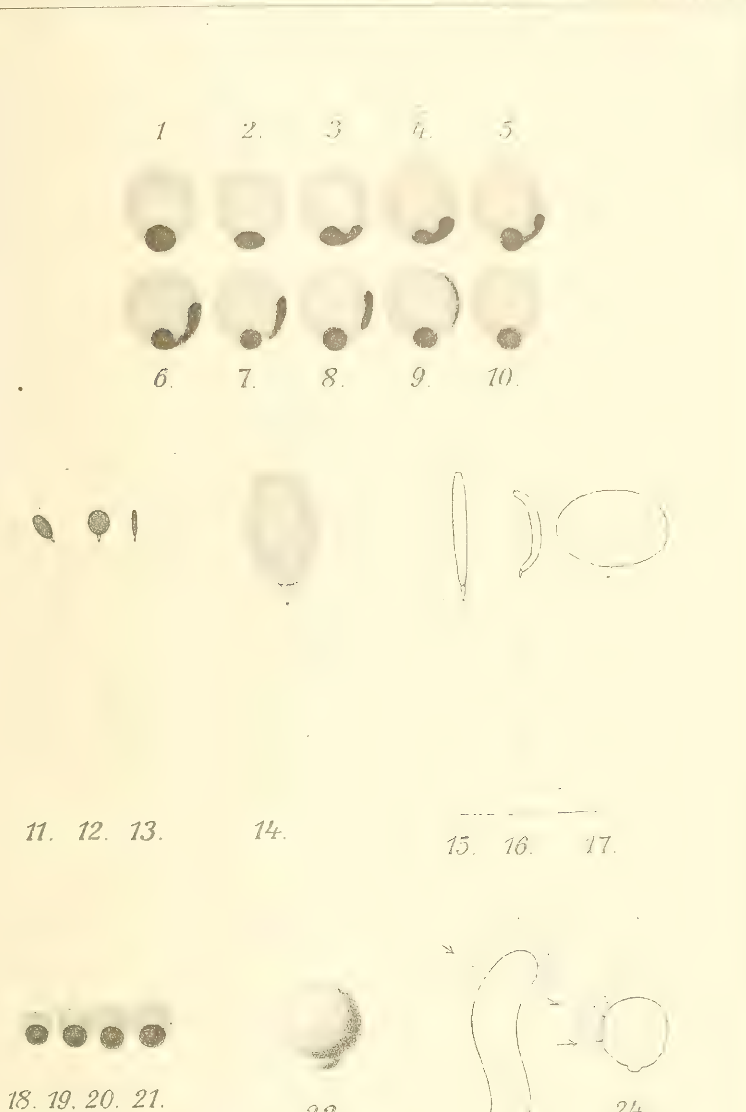
c) Struktur der Innenschicht des inneren Integuments,

d) Faserschicht,

e) Zellen der Innenschicht der harten Samenschale (N = Nucellus; I I = Inneres Integument; A I = Äußeres Integument; a, d und e $^{525}/_{1}$, b und c $^{1050}/_{1}$).

---






G. Enderlein gez.

Verlag von G. Heinrich, Dresden-N.



I.

II.

III.

IV.

V.

VI.

VII.

VIII.

IX.

X.

XI.

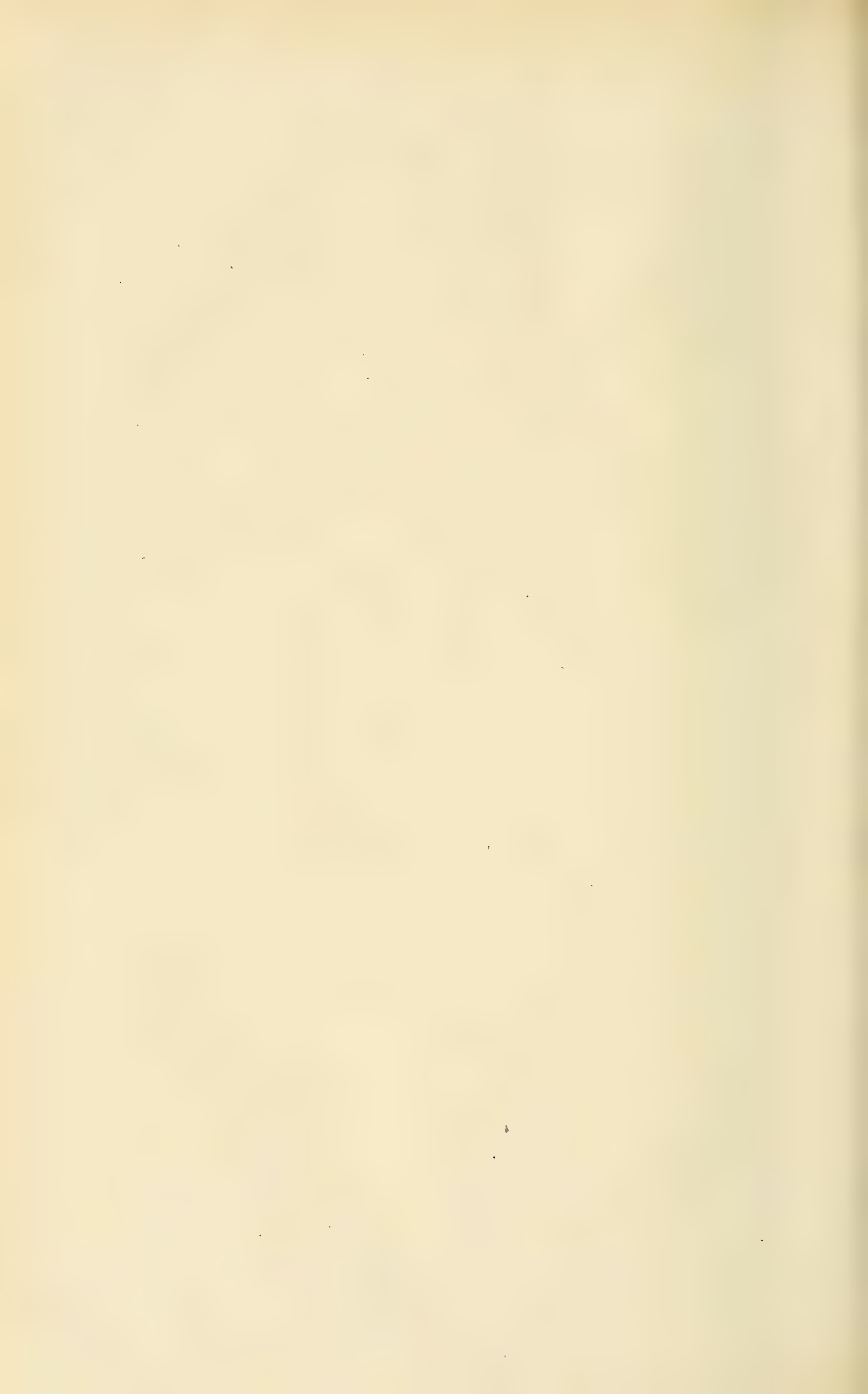
XII.

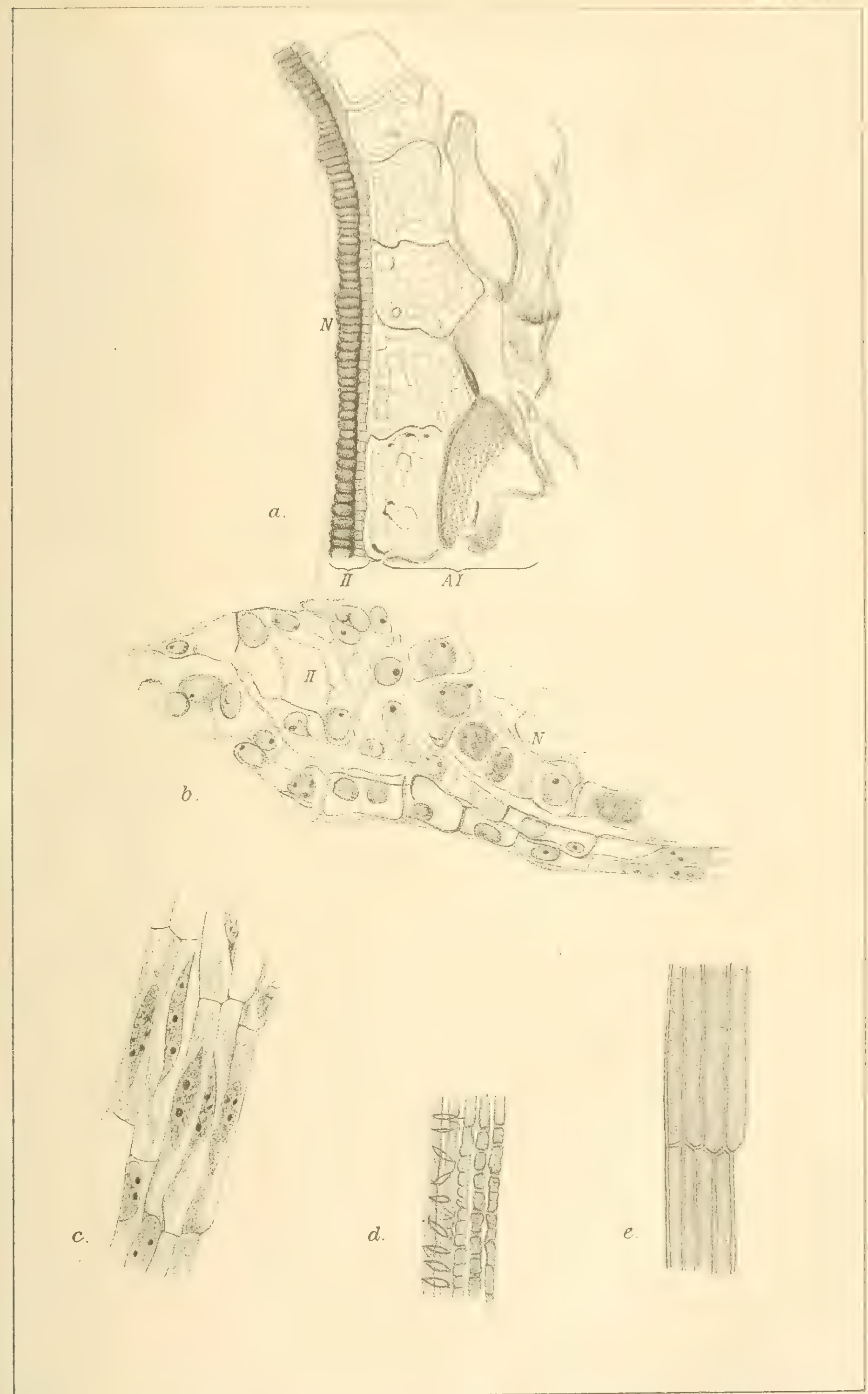
C. van Overeem.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.




I.
II.
III.
IV.
V.
VI.
VII.
VIII.
IX.
X.
XI.
XII.
XIII.
XIV.
XV.
XVI.






C. van Overeem.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.





Blattformen von Typen aus der Kreuzung *Oe. Lamarckiana semigigas* × *Oe. Lamarckiana* v. l. n. r.
Formen mit 15, 21, 17, 18, 20 und 15 Chromosomen.





Lata-Typus mit 25 und Sulphurea-Typus mit 26 Chromosomen aus der Kreuzung *Oe. Lamarckiana semigigas* × *Oe. Lamarckiana gigas.*





Form aus der Kreuzung *Oe. Lamarckiana gigas* × *Oe. biennis semigigas* mit 28 Chromosomen und kurzer Kelchröhre.



In unserem Verlage erscheint ferner:

# HEDWIGIA

## Organ

für

## Kryptogamenkunde und Phytopathologie

nebst

## Repertorium für Literatur.

---

Redigiert

von

Prof. Dr. **Robert Pilger** in Berlin.

---

Begründet 1852 durch Dr. Rabenhorst

als »Notizblatt für kryptogamische Studien«.

---

Erscheint in zwanglosen Heften. — Umfang des Bandes ca. 30 Bogen gr. 8⁰.

Preis des Bandes M. 80.—.

---

Vielfachen Nachfragen zu begegnen, sei bekannt gegeben, daß komplette Serien der **HEDWIGIA** vorhanden sind.

Die Preise der einzelnen Bände stellen sich ausschließlich Teuerungszuschlag wie folgt:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Jahrgang | 1852—1857 | (Band I) | | M. 12.— |
| „ | 1858—1863 | ( „ II) | | „ 20.— |
| „ | 1864—1867 | ( „ III—VI) | à | „ 6.— |
| „ | 1868 | ( „ VII) | | „ 20.— |
| „ | 1869—1872 | ( „ VIII—XI) | à | „ 6.— |
| „ | 1873—1888 | ( „ XII—XXVII) | à | „ 8.— |
| „ | 1889—1891 | ( „ XXVIII—XXX) | à | „ 30.— |
| „ | 1892—1893 | ( „ XXXI—XXXII) | à | „ 8.— |
| „ | 1894—1896 | ( „ XXXIII—XXXV) | à | „ 12.— |
| „ | 1897—1902 | ( „ XXXVI—XLI) | à | „ 20.— |
| „ | 1903 | ( „ XLII) | | „ 24.— |
| Band | XLIII—LIX | | à | „ 24.— |
| „ | LX | | | „ 30.— |
| „ | LXI | | | „ 40.— |

DRESDEN-N. **Verlagsbuchhandlung C. Heinrich.**

---

Druck von C. Heinrich, Dresden-N.



# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

---

## Original-Arbeiten.

---

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

---

Band XXXVIII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

---

1921
Verlag von C. Heinrich
Dresden - N.

Ausgegeben am 20. Juni 1921.

# Inhalt.



---

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Bamberg, Schützenstraße 22, I., mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

# Untersuchungen über die mykotrophen Verhältnisse der „Ericales" und die Keimung von Pirolaceen.[1]

Von

Dr. **Herm. Christoph**, Weihenstephan.

(Mit Tafel VIII.)

Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Wurzeln der mit dem Gruppennamen „*Ericales*" bezeichneten Gewächse oft verpilzt erscheinen, worauf als erster Frank 1891 hingewiesen hat; auch Stahl erwähnt in seiner Abhandlung über die Nährsalzversorgung durch Pilze diese.

Einer eingehenden Untersuchung außer den speziellen Abhandlungen über *Calluna* von Rhyner und ebensolchen von Ch. Ternetz wurde jedoch diese Pflanzengruppe in bezug auf dieses Verhältnis zu den Pilzen noch nicht unterzogen. Ich folgte daher gern dem Auftrage des Herrn Geheimrats Dr. v. Goebel, München, hierüber nähere Versuche anzustellen. Gleich an dieser Stelle erlaube ich mir, ihm für seine wertvollen Ratschläge und Hilfeleistungen während der langen Zeit, die diese Arbeit erforderte, meinen besten Dank auszusprechen; ebenso bin ich noch den Herren Prof. Dr. Schnegg, Weihenstephan, Prof. Dr. Burgeff in Halle a. S., Prof. Dr. Löw, München, für geschätzte Mitteilungen, sowie Herrn Dulz, Antiquar und Buchhändler in München, für Besorgung von Material zu Dank verpflichtet.

Wie bei allen physiologischen Untersuchungen, konnte auch hier nur der Weg der Versuchsanstellung zum Ziel führen; es mußte daher im vorhinein mit einem größeren Aufwand von Zeit gerechnet werden, wenn positive Ergebnisse so recht augenfällig dargestellt werden sollten, wie dies z. B. bei den 3 Jahre alten „sterilen" *Calluna*-Kulturen, welche photographisch aufgenommen wurden, der Fall ist, um so mehr, als das langsame Wachstum der Ericaceenkeimpflänzchen sich nicht forcieren ließ.

[1]) Vorliegende Abhandlung stellt eine hinsichtlich Text und Figuren stark verkürzte Wiedergabe einer Dissertation dar. Für Interessenten liegt das Original im botan. Institut der Universität München zur Einsichtnahme auf.

Die Experimente bestanden in der Hauptsache in der Anlegung von Kulturen mit Stecklingen und Samen bei den Ericaceen im engeren Sinn und mit Samen allein bei den Pirolaceen. Von ersteren verwendete ich ausschließlich *Calluna vulgaris* und *Erica carnea*, teils im Freien gesammelt, teils von den Beständen im botanischen Garten in Nymphenburg bei München stammend.

Von letzteren erstreckten sich die Keimungsversuche später ausschließlich über die Samen von *Pirola rotundifolia*, nachdem der Bestand eines selten großen Standortes von *Pirola uniflora* mit vielen Hunderten von Exemplaren durch eine Abholzung vernichtet wurde.

Die Ergebnisse dieser Kulturversuche sollen uns in erster Linie die Antwort erteilen auf die Frage: „Wie gelangt der Pilz in die Wurzel?“ Es sind da 2 Möglichkeiten gegeben, eine Infizierung durch Bodenpilze oder eine solche vom Samen aus bei der Keimung.

Um die Infizierung durch Bodenpilze nachzuweisen, lassen sich 2 Wege einschlagen, 1. indem wir von Stecklingen ausgehen, die wir von den betreffenden Gewächsen bereiten und sie in steriler Erde kultivieren; als Parallelversuch wird eine Kultur in nicht steriler Erde lehrreich sein; der 2. Weg geht vom Samen aus, indem wir auch hier wiederum 2 Richtungen einschlagen. Die sind, vom sterilisierten und vom nicht sterilisierten Samen ausgehend, und zwar in sterilen Substraten; letztere Versuche geben zugleich Aufschluß über die vorhandene Möglichkeit einer Infektion durch den Samen. Dieser Weg ist daher der sicherste, obwohl zeitraubendste.

Ein einwandfreies Ergebnis erheischte, daß dem Sterilisieren des Bodens und der Samen besondere Sorgfalt gewidmet wurde, weshalb es nicht zu umgehen war, die Versuche in folgendem einzeln zu beschreiben, beginnend mit Stecklingskulturen von *Calluna vulgaris* und *Erica carnea*, übergehend dann zu Samenkulturen von beiden. Zum Schlusse sollen erst die Keimungsverhältnisse bei den Pirolaceen behandelt werden.

## Kulturversuche.

### I. Stecklingskulturen.

#### a) Calluna vulgaris.

Nr. 1. Nichtsteriler Boden.

Nr. 2. Steriler Boden.

Von einem größeren *Calluna*-Sproß, der keine Infloreszenzen trug, wurden im September 1916 größere und kleinere saftiggrüne Seitensprosse abgeschnitten, in einen flachen, irdenen Topf mit humöser Heideerde gesteckt und die Kultur mit 1 bezeichnet.

Gleichzeitig wurden auch Stecklinge vom selben Sprosse in einen anderen Topf mit der gleichen, aber 6 Std. bei 120° im Trockenschrank und 1 mal $^1/_2$ Std. im Dampftopf sterilisierten Erde gepflanzt und mit Nr. 2 versehen.

Von beiden Kulturen ging eine Anzahl der Stecklinge ein. Ich schrieb dieses dem Substrate zu, welches der *Calluna* nicht besonders zu behagen schien, wie noch später hierfür der Beweis erbracht werden konnte; die übrigen, sowohl von der nicht sterilen wie von der sterilen Kultur, gediehen vorerst ganz gut, so daß an die 1. mikroskopische Untersuchung im darauffolgenden März, d. i. nach 6 Mon. gedacht werden konnte.

Bei Kultur 1 (nicht steril) war zwar eine Infektion eingetreten, jedoch nicht in dem Maße, wie ich erwartet hatte, da nur ganz vereinzelt Hyphenknäuel in den Zellen vorkamen.

Die Pflänzchen von Nr. 2 waren vollständig steril geblieben. Da mich das erste Resultat nicht befriedigte, pikierte ich nun die Hälfte der Stecklinge der „nicht sterilen" Kultur in einen andern Topf mit Erde, die ich von einem ausgesprochenen *Calluna*-Standort in Deisenhofen bei München holte. Im Gegensatz zu der zuerst verwendeten, schwarzen, moderigen Heideerde, war diese lehmig bis sandig und von hell graugelber Farbe. Diese Kultur bezeichnete ich mit 1 a und es war überraschend schnell ein vorgeschrittenes Wachstum gegenüber der Stammkultur 1 zu bemerken. Bei letzterer starb allmählich ein Sproß nach dem anderen ab, bis endlich die ganze Kultur einging.

Im März 1919 waren die Stecklinge der „nicht sterilen" Kultur zu stattlichen Pflanzen herangewachsen, weshalb nun neuerdings die Wurzeln einer mikroskopischen Untersuchung unterworfen werden konnten.

Die Infizierung erstreckte sich nunmehr über das ganze Wurzelsystem, jedoch nicht auf alle Epidermiszellen, obwohl einzelne Zonenherde nicht mehr zu unterscheiden waren, sondern einer in den anderen überging.

Die Wurzelspitzen und auch noch ein ganz ansehnlicher Teil hinter denselben blieben unverpilzt, jedoch waren Anfangsstadien, d. h. Infektionsstellen, nicht mehr zu eruieren, sondern das ganze Lumen der Epidermiszellen war ausgefüllt mit einem dichten Gewirr von Pilzhyphen, die den Zellkern nicht mehr hervortreten ließen.

Die nicht infizierten Epidermiszellen waren mit fein bis grobkörnigem Plasma versehen, das zu einer Verwechslung mit kollabierten Hyphenknäueln Anlaß bieten konnte.

Dieses Ergebnis, gepaart mit dem guten Gedeihen dieser nicht sterilen Pflanzen, würde zu dem Schlusse berechtigen, daß hier die Mykorrhiza tatsächlich für die Pflanze von Vorteil gewesen wäre, wenn nicht die „sterilen" Stecklinge sich ganz gleich verhalten hätten.

1 Monat später, als die Umpikierung der nicht sterilen Stecklinge erfolgte, d. h. zu einer Zeit, als die günstige Verwandlung

der letzteren schon bemerkt werden konnte, pikierte ich auch die Stecklinge aus der „sterilen“ Kultur 2 in dieselbe Deisenhofener Erde, welche 3 mal 6 Std. bei 120° im Trockenschrank und 1 mal im Dampftopf sterilisiert wurde.

Der Erfolg blieb auch hier nicht aus, denn diese Stecklinge bildeten alsbald zahlreiche frische Seitenzweige.

Das Wurzelsystem war sehr stark entwickelt; die Wurzeln selbst machten einen bedeutend kräftigeren Eindruck als solche vom Freien stammend.

Die älteren Wurzeln hatten das typische Gepräge gewöhnlicher *Calluna*-Wurzeln mit dem unregelmäßig abwechselnden Größenformat ihrer Epidermiszellen. Es sind dann meist die längeren Zellen gegenüber den kürzeren dunkler gefärbt.

Nirgends jedoch konnte aber etwas von einer Infizierung beobachtet werden. Die Wurzeln waren völlig steril und das nach über $2^1/_2$ jähriger Kultur.

Die sterilen Kulturen hatten anfangs mit Schimmelbildung zu kämpfen gehabt, die auf der Oberfläche des Substrates in Form von *Aspergillus*- und *Penicillium*-Rasen auftauchte; von diesen ist daher keiner befähigt, zu infizieren.

Die völlige Abwesenheit einer Mykorrhiza und das gute Gedeihen solcher steriler Stecklinge berechtigen zu der Annahme, daß sie ohne Pilz ganz gut auszukommen vermögen, wie es der Verlauf der folgenden Versuche noch weiter bestätigen wird.

### b) Erica carnea.

Nr. 3. Nicht steriler Boden.

Nr. 4. Steriler Boden.

Gleichzeitig mit den vorbenannten Kulturen wurde ein Stecklingsversuch mit *Erica carnea* unternommen, wozu das Material ebenfalls von den Beständen im botanischen Garten in Nymphenburg entnommen worden war. Die Erde war die nämliche, wie sie zu den ersten *Calluna*-Stecklingen verwendet wurde, nämlich schwarze, moderige Heideerde.

Eine Kontrollkultur „3“ in nicht sterilisierter und eine Kultur „4“ in Erde, welche 6 Std. bei 120° im Trockenschrank und $^1/_2$ Std. im Dampftopf sterilisiert wurde, dienten diesem Versuche. Beide Kulturen gediehen in prächtigster Weise.

Nach $1^1/_2$ jähriger Kultur wurden einige der Stecklinge aus beiden Töpfen herausgenommen und deren Wurzeln mikroskopiert. Die Wurzeln, besonders die jüngsten, haarfeinen der „nicht sterilen“ Kultur, waren typisch endotroph verpilzt, während die der „sterilen“ Kultur gänzlich pilzfrei waren.

Eine 2. Untersuchung folgte nach einem weiteren halben Jahre, welche dasselbe Ergebnis hatte, und eine letzte im März 1919, also nach $2^1/_2$ Jahren, während welcher Zeit sich die Stecklinge sehr stattlich entwickelten, sowohl die nicht sterilen wie die sterilen.

Die Einwanderung der Pilze in die Wurzeln bei der nicht sterilen Kultur war sehr schön zu verfolgen und sollen daher gleich an dieser Stelle die bezüglichen Verhältnisse geschildert werden.

Um das ganze Wurzelsystem möglichst unversehrt zu erhalten, erscheint es am zweckmäßigsten, den Topf einfach umzudrehen und die Stecklinge samt der Erde herauszuklopfen. Ist die Erde vorher nicht zu feucht, dann fällt sie ohnedies leicht aus dem Wurzelsystem heraus und die Stecklinge können dann einzeln unter der Wasserleitung auf einer Glasplatte von den restlichen Erdpartikelchen, eventuell unter vorsichtiger Zuhilfenahme eines weichen Pinsels, befreit werden.

Damit unter dem Deckglas dickere Wurzeln nicht stören, schneidet man mit einem Rasiermesser die feinen, haardünnen Endwurzeln, die, durch die Feuchtigkeit zusammengehalten, einen Schopf bilden, ab und legt sie in 70 % Alkohol, wodurch sie genügend fixiert werden, ohne daß der Inhalt der Zellen schrumpft. Zum Untersuchen bringt man dann davon weniges Material in einen Tropfen wässeriger Orseillinlösung auf den Objektträger, welche die Pilzhyphen sofort färbt und prächtig hervorhebt.

Die jüngsten Seitenwurzeln sind alle steril und besitzen sehr regelmäßige, längliche Epidermiszellen und in Schleim gehüllte Wurzelhauben, aus 2 Reihen großer Zellen bestehend. Die Verpilzung stellt sich erst in Wurzeln älterer Ordnung ein; es haben die davon befallenen Zellen scheinbar dünnere Zellwände als die pilzfreien.

In 1 Falle war eine jüngere Seitenwurzel an der Basis infiziert; man konnte deutlich den Ursprung der betreffenden Hyphe in einem Humuspartikelchen wahrnehmen, welches an der Schleimhaube der gleichen Wurzelspitze klebte. Diese Hyphe zog sich entlang der Wurzel bis zur 12. Zellenreihe hinter dem Meristem und infizierte hier erstmals die junge Wurzel. Kurz und gut, dieses Bild bot den Eindruck, als ob der anhaftende Schleim ein früheres Eindringen in die Wurzel verhinderte. Hier erfolgte die Infektion also von außen.

Sie kann aber auch von der Mutterwurzel aus geschehen, wenn deren Epidermiszellen an der Basis der Seitenwurzel verpilzt sind. Es wächst dann der Pilz von Zelle zu Zelle fort und geht so auf die jüngere Wurzel über.

Je nach dem Alter der betreffenden Seitenwurzel, ist dann auch das Vordringen des Pilzes in derselben verschieden. In benanntem Falle betrug die Pilzzone 5 Zellreihen.

Wie aus diesen beiden Fällen ersichtlich, können die Hyphen sowohl von der Außenseite der Epidermis, wie auch von den Interzellularräumen aus in die Zellen einwandern. Der Zellkern, der in einer „sterilen" Zelle an die Innenwand flach gedrückt erscheint, rückt in die Mitte der Zelle und wird hier von der ein-

gewanderten Hyphe umwickelt. Seine längliche Form rundet sich dabei ab. Oft ist er begleitet von Plasmasträngen, die er von der Wand auf seinem Weg mit sich reißt und die dann manchmal zu Verwechslung mit Pilzhyphen Veranlassung geben können; doch wird eine Fortsetzung der letzteren außerhalb der Zelle keinen Zweifel an deren Identität aufkommen lassen. Bald verschwindet der Kern in dem immer dichter werdenden Pilzknäuel und die Hyphen erfüllen nunmehr das ganze Zellumen bis auf eine schmale Randzone, durch die man noch die Verbindungshyphen durchziehen sieht. In älteren Zellen bemerkt man dann nur mehr ein undefinierbares Gewirr von Hyphenfragmenten. Die Hyphen werden scheinbar kollabiert und schließlich bleiben dann nur mehr Wolken von hautartigen Gebilden zurück, worin der Zellkern nur undeutlich wahrnehmbar ist.

Die Frage, ob der Pilz für die Pflanze eine Bedeutung für deren Ernährung besitzt, möchte ich allein auf Grund obiger Beobachtungen verneinen, abgesehen davon, daß, wie wir bei den sterilen Kulturen uns überzeugen können, der Steckling ohne Pilz mindestens ebensogut gedeiht.

Schon das wahllose Eindringen in die Wurzel spricht dagegen, außerdem vermeidet er ganz junge Seitenwurzeln, wahrscheinlich infolge des anhaftenden Schleimes, sondern bevorzugt nur ältere längere Wurzeln und läßt hier die Stelle hinter dem Meristem, die mit meist großen, zur Nahrungsaufnahme geschaffenen Zellen versehen sind, unversehrt. Wäre diese Zone regelmäßig verpilzt, wie es bei *Neottia* z. B. der Fall ist, dann könnte man wohl sagen, daß der Pilz die Stelle von Wurzelhaaren vertritt. Nachdem aber das Wurzelsystem der *Erica carnea* ein so reich verzweigtes ist und die jüngsten Seitenwurzeln so dünn sind, daß eine Nahrungsaufnahme ohne Pilz leicht vonstatten gehen kann, darf man wohl den Pilz nur als harmlosen Parasiten betrachten.

Was die „sterile" Kultur anbelangt, so brauchen wir, nachdem hier nichts Abnormales außer der völligen Abwesenheit von Pilzen zu beschreiben ist, nicht näher darauf einzugehen; eventuell nur nochmals hinzuweisen, daß solche Stecklinge ohne Pilze vorzüglich auskommen können.

## II. Samenkulturen.

### a) Calluna vulgaris.

Nr. 5. Nicht sterilisierte Samen, nicht steriler Boden (Torf).

Nr. 6. Nicht sterilisierte Samen, steriler Boden (Deisenhofener Erde).

Eine größere Menge Samen von *Calluna vulgaris*, gesammelt im November 1916 nach nebeligem, feuchtem Wetter, wurden im Februar 1918 in sterilem Regenwasser eingeweicht, mehrmals das Weichwasser gewechselt und ein Teil davon nach 5 Tagen

in einen Topf auf Torfmulle ausgesät. Diese Torfmulle wurde vorher mit Wasser von 70° C übergossen, was natürlich keine Sterilisierung vorstellen sollte, sondern lediglich dem Zweck diente, die Torfmulle anzufeuchten und auflaufen zu lassen. Diese Kultur wurde mit Nr. 5 bezeichnet.

Der 2. Teil der Samen wurde in einem anderen Topf mit 3 mal im Dampftopf sterilisierter Erde vom schon oben erwähnten Standort „Deisenhofen" ausgesät und erhielt die Kultur die Nr. 6.

Nach 3 Monaten wurden 11 Keimlinge aus der „nicht sterilen" Torfkultur herausgenommen und deren Wurzelsystem mikroskopiert. Die Pflänzchen waren ca. 6—11 mm hoch, hatten bereits Kotyledonen, jedoch noch keine Primärblätter. Von diesen 11 Exemplaren konnten an 7 Infektionsstellen nachgewiesen werden; bei den übrigen 4, deren Wurzelsystem noch nicht so stark entwickelt war, wurde vorerst noch nichts von Infektion bemerkt. Die Verpilzungsverhältnisse waren, analog der vorbeschriebenen *Erica*-Stecklings-Kultur, jedoch noch im Anfangsstadium, d. h. die Infektionsstellen beschränkten sich nur auf wenige Seitenwurzeln.

Nach 6 Monaten gelangte die Kultur 6 zur Untersuchung; deren Keimlinge, die bereits mit 3—5 Blattpaaren versehen waren, besaßen ungefähr eine Höhe von 7—11 mm und ein ca. 24 mm langes Wurzelsystem, das bei jedem Exemplar völlig steril geblieben war.

Schließlich wurden beide Kulturen im März 1919 nochmals einer Prüfung unterzogen. Diese ergab, daß bei der „nicht sterilen" Torfkultur, deren Pflänzchen eine Höhe von ca. 5 cm erreicht hatten, der Pilz nunmehr auf die Wurzeln sämtlicher Exemplare sich verbreitet hatte.

Die Wurzeln aus der „sterilen" Kultur unterschieden sich davon nur dadurch, daß sie auch nach 1 Jahr noch steril geblieben sind. Nach einem weiteren $^1/_2$ Jahr sind die Pflanzen schon zu stattlichen, mit vielen Seitensprossen versehenen Exemplaren herangewachsen, so daß niemand behaupten wird, das Fehlen des Pilzes hätte eine Schädigung der Pflanze zur Folge gehabt.

Die Tatsache, daß zu diesem Versuche nach Regenwetter gesammelte Samen, die alle stark verpilzt gewesen, genommen wurden und trotzdem im sterilen Boden nur sterile Pflänzchen großgezogen werden konnten, beweist, daß die Infizierung durch Bodenpilze erfolgt und nicht vom Samen ausgehen kann.

Nr. 7. Sterilisierte Samen.
Nichtsteriler Boden (Deisenhofener Erde).

Die Samen, welche im Oktober 1917 im botanischen Garten in Nymphenburg gesammelt und seither in einer Glasdose aufbewahrt wurden, waren in der Weise sterilisiert worden, daß ich sie zuerst in einem Zentrifugenröhrchen mit sterilem Regenwasser schüttelte, dann zentrifugierte, das Wasser abgoß und hierauf

mit 96 %igem Alkohol in 2 Min. schüttelte und zentrifugierte. Hierauf wurde noch 3 mal mit sterilem Regenwasser auf gleiche Weise gewaschen, dann auf nicht sterile Deisenhofener Erde in einem flachen Topf ausgegossen. Nach 6 Wochen hatten die Keimlinge eine Höhe von 5—10 mm erreicht. Primärblätter waren noch keine vorhanden, das Wurzelsystem war bis 10 mm lang.

An jedem der 10 untersuchten Pflänzchen waren in den Epidermiszellen ihrer Wurzeln, zerstreut, Infektionen festzustellen, und zwar ließ der Ort, an dem diese erfolgten, keinen Zweifel darüber aufkommen, daß sie vom Boden aus verursacht wurden.

In einem der untersuchten Fälle entsprangen an einer Wurzel 2 Seitenwurzeln, eine kleinere oben und eine längere weiter unten. Letztere war typisch verpilzt, und zwar befand sich die 1. Infektionsstelle ungefähr in der 10. Zellreihe, von der Basis ab gerechnet; es waren deren 4 infizierte Zellen, hierauf folgte ein steriles Stück von 6 Zellreihen, welchem eine längere, infizierte Strecke bis zur 26. Zellreihe vor der Wurzelspitze sich anschloß; die nachkommenden 26 Zellreihen blieben steril. Überall, wo sich Infektionsstellen wahrnehmen ließen, waren außen an der Epidermis Bodenpartikelchen, mit Pilzhyphen versehen, angeklebt, so daß deutlich die Infektion durch den Boden zutage trat. Die Außenhyphen sind schwach septiert und waren 1,2 $\mu$, die eingedrungenen 1 bis 1,2 $\mu$ dick.

Ein anderer Fall führt uns vor Augen, daß auch hinter bereits infizierten Zellen noch eine Neuinfektion durch die Außenwand stattfinden kann.

Eine ältere Wurzel hatte viele frische, dicke und kurze Seitenwürzelchen angelegt, von denen einige bereits infiziert waren. Eine solche Infektionsstelle befand sich ein gutes Stück hinter dem Meristem und war bereits in das Stadium eines umfangreichen Knäuels gelangt; die nächste der Zellen gegen die Basis der Wurzel zu zeigte Plasmolyse, in ihr konnten keine Hyphen festgestellt werden. Die folgende besaß wiederum einen größeren Knäuel und die darauffolgende wurde soeben frisch infiziert, weil hier noch die einfache Schleifenbildung zu bemerken ist. Jede dieser 3 Zellen wurde separat von außen infiziert.

Wir können auch hieraus ersehen, daß das Eindringen der Pilze vom Boden aus erfolgt und dem Zufall anheimgestellt wird.

Nr. 8. Sterile Samen (1 %iges Sublimat).
Steriler Boden (Deisenhofener Erde).

Zur Erzielung einer größeren Anzahl steriler *Calluna*-Pflänzchen behufs späterer künstlicher Infizierung wurden im August 1918 Samen vom Oktober 1917 mittelst Zentrifugierverfahren ½ Std. in sterilem Regenwasser eingeweicht, nach dem Abgießen eine 1 %ige Sublimatlösung dazugegossen, aufgeschüttelt und dann 10 Min. darin stehen gelassen. Sodann das Sublimat durch 6 maliges Nachwaschen mit sterilem Regenwasser wieder entfernt und unter strömendem Dampf auf sterile Erde ausgegossen.

Letztere bestand aus feingesiebter Erde vom *Calluna*-Standort in Deisenhofen, vermischt mit weißem Sand, und wurde dieses Gemisch 3 mal im Trockenschrank bei 140° jedes Mal 2 Std. lang erhitzt und zudem noch 2 mal im Dampftopf, so daß jede Möglichkeit einer Infizierung durch Bodenpilze ausgeschlossen war.

Nach 18 Tagen begann bereits die Keimung einiger Samen, Mitte Oktober waren die meisten Keimlinge mit Kotyledonen versehen. Anfangs machten sich einige Zeit hindurch Rasen von *Mucor*- und *Citromyces* unangenehm bemerkbar, ohne jedoch Schaden unter den Pflänzchen anzustiften. Wie bereits anläßlich der Beschreibung der *Calluna*-Stecklingskultur erwähnt wurde, sind diese Pilze nicht imstande, die Wurzeln zu infizieren, weshalb ein Nachteil für die Sicherheit des Ergebnisses auch nicht zu befürchten war.

Nach 5 Monaten entwickelten sich die 3. Blattpaare; das Wachstum der Pflänzchen war normal und machten sie einen durchaus gesunden Eindruck.

Der mikroskopische Befund an den Wurzeln ergab vollständige Abwesenheit von Pilzhyphen, sowohl ekto- wie endotroph.

Nr. 9. Sterilisierte Samen (1 %iges Sublimat).
Steriler Boden (Torf).

Fein zerteilter, angefeuchteter Torf wurde 1 mal im Dampftopf 2 mal 2 Std. lang im Trockenschrank bei 120° C und vor der Verwendung noch 1 mal im Autoklaven bei 120° sterilisiert, so daß sicher alle Keime der Zerstörung anheimfielen.

Nach dem Erkalten wurden hierauf 1 Jahr alte Samen von *Calluna vulgaris*, gesammelt im botanischen Garten in Nymphenburg, ausgesät. Dieselben sterilisierte ich vorher in der Weise, daß ich sie 1/2 Std. in sterilem Regenwasser einweichte, nach dem Abgießen des Weichwassers mit einer 1 %igen Sublimatlösung schüttelte und darin 5 Min. verweilen ließ und hierauf das Sublimat durch 6 maliges Nachwaschen mit sterilem Regenwasser entfernte. Die Samen gelangten dann unter strömendem Dampf auf das oben erwähnte Substrat.

Diese Kultur wurde stets mehr trocken gehalten, weshalb sie auch nicht viel unter Pilzwucherungen zu leiden hatte, wie sich solche sonst mit besonderer Vorliebe auf sterilisierten Torfschichten einzustellen pflegen.

Die Keimung begann in 20 Tagen; die Pflänzchen entwickelten sich sehr gut, in 1/2 Jahr besaßen sie 2—3 Blattpaare. Das Wurzelsystem war vollständig steril und ist es noch heute nach 1 Jahre, nachdem die Pflanzen bereits eine Höhe von 3—4 cm erreicht hatten.

Es ist also wohl möglich, auch auf Torf sterile *Calluna*-Pflanzen zu kultivieren, entgegen der Ansicht von Ternetz, welcher dies nicht gelang.

Diese Kultur diente ebenfalls zu den später zu erwähnenden künstlichen Infizierungsversuchen.

### b) Erica carnea.

Nr. 10. Dunkelkeimung.
Sterile Samen (1 %iges Sublimat).
Steriler Boden (Heideerde).

Die hierzu verwendeten Samen, die von den Beständen des botanischen Gartens in Nymphenburg stammten, wurden nach der Methode von Rhyner sterilisiert, indem man sie 1/2 Std. in sterilem Regenwasser einweichte, dann nach dem Abgießen des Weichwassers in einer 1 %igen Sublimatlösung während 1 bis 2 Min. schüttelte und hierauf durch 6 maliges Waschen mit sterilem Regenwasser jede Spur von Sublimat wieder entfernte.

Das Substrat, eine schwarze, moderige Heideerde, wie sie von den Gärtnern zu Spezialkulturen benützt wird, war durch 6 Std. im Trockenschrank bei 140° erhitzt worden, dann noch 2 mal im Dampftopf. Die Samen gelangten nicht auf die Oberfläche der Erde, sondern in in dieser vorgesehene Rinnen, die dann nach dem Aussäen wieder mit Erde zugedeckt wurden. Da die Samen von *Erica carnea* nach Kinzel ausgesprochene Lichtkeimer sind, war vorauszusehen, daß sie auf diese Weise sehr lange zum Keimen brauchten. Es währte über 1 Jahr, bis die ersten Kotyledonen sichtbar wurden, dagegen blieb die Kultur von Schimmelpilzen verschont.

Nach dem Erscheinen der ersten Keimblätter ging das Wachstum aber rasch und ungestört vor sich. 2 Jahre nach der Aussaat wurde ein ca. 10 cm langes Pflänzchen herausgenommen und dessen Wurzelsystem, das über 5 cm lang war, untersucht. Vor dem Mikroskopieren gelangten die durch Schlemmen in Wasser von den Bodenpartikelchen befreiten Wurzeln in eine Methylgrün-Essigsäurelösung, welche zugleich als Fixierung und als Färbung diente. Am anatomischen Bau der Wurzeln ließ sich nichts Abnormales feststellen. Die Epidermiszellen waren ziemlich lang gestreckt, bis 75 $\mu$ lang und die Wurzeln an und für sich von großer Durchsichtigkeit, so daß eventuelle Pilze unbedingt hätten wahrgenommen werden müssen. Das Wurzelsystem erwies sich jedoch als vollständig frei davon.

Eine neuerliche Nachschau im März 1919, d. h. nach $2^1/_2$ Jahren, ergab dasselbe Resultat.

Nr. 11. Nicht sterile Samen.
Steriler Boden (Heideerde).

Eine mikroskopische Untersuchung der vorjährigen Samen ergab eine intensive Verpilzung der Testa, nicht nur auf deren Außenseite allein, sondern die Pilze siedelten sich hauptsächlich in der Mikropyle an, überzogen von hier aus auch den Endospermkörper mit ihren Hyphen; eine Sterilisierung, die nur die Abtötung der Außenhyphen bewerkstelligte, hätte keinen Zweck, da doch die Innenhyphen noch am Leben geblieben wären, eine Abtötung der letzteren aber, durch längeres Verweilenlassen in einer keimtötenden Flüssigkeit würde auch dem Endosperm-

körper und seinen Keimling die Befähigung zur Entwicklung genommen haben. Deshalb wurde von einem Sterilisieren abgesehen, sondern die Samen bloß in Wasser geweicht, und zwar 7 Tage lang, indem jeden Tag das Wasser gewechselt wurde. Die so vorbereiteten Samen wurden in eine Glasdose, deren Boden mit 3 Lagen Filtrierpapier bedeckt war und vorher das Ganze im Dampftopf sterilisiert wurde, ausgeschüttet.

In 14 Tagen keimten die meisten der Samen, wobei sich auch einige Pilzmyzelherde entwickelten, die jedoch später wieder verschwanden. Nachdem sich die Keimblätter angelegt und die Wurzeln eine entsprechende Ausdehnung erlangt hatten, wurden letztere mikroskopiert. In diesem Falle und auch in späteren, konnte ich niemals ein Eindringen von Pilzhyphen in die jungen Keimlingswurzeln beobachten, desgleichen verhielten sich auch auf Filtrierpapier kultivierte *Calluna*-Keimlinge.

Ausgeschlossen war es jedoch nicht, daß Pilzhyphen, die in diesen jungen Stadien durch den von den jungen Wurzeln abgesonderten Schleim verhindert werden, in die Zellen einzudringen, welche Beobachtung ich anläßlich der Beschreibung der nicht sterilen Stecklingskultur von *Erica carnea* erwähnt hatte, erst in einem späteren Stadium, wenn die betreffende Wurzel an Länge zugenommen, einwandern.

Um dies festzustellen, wurde eine größere Anzahl der Filtrierpapierkeimlinge in einen Topf mit Heideerde pikiert, welche 6 Std. bei 120° C im Trockenschrank und $^1/_2$ Std. im Dampftopf keimfrei gemacht wurde.

In Zeiträumen von je $^1/_4$ Jahr wurden sie regelmäßig untersucht; sie waren und blieben steril. Nun pikierte ich einige Pflänzchen von dieser sterilen Kultur in die gleiche, aber nicht sterilisierte Heideerde, wodurch sie alsbald infiziert wurden. Die Infektion durch Bodenpilze zeigte sich sehr augenfällig an denjenigen Stellen, wo Humuspartikelchen der Wurzelepidermis anhaften; an solchen kann man beobachten, daß von den Partikelchen aus die Infektion auf beide Seiten eine Strecke lang sich ausdehnt, um dann wieder sterile Zellreihen folgen zu lassen. Wie an *Erica*-Wurzeln aus der Natur ersichtlich ist, sind sie auch hier nur herd- oder zonenweise verpilzt, selten, daß an einer Wurzel sämtliche Epidermiszellen infiziert erscheinen. Die Pilze auf den Samen sind also nicht imstande, eine Mykorrhiza hervorzurufen, sondern dieselbe wird lediglich durch Bodenpilze erzeugt. Die folgenden Versuche bestätigen diese Annahme.

Nr. 12. Nicht sterile Samen.
Steriler Boden (Sand).

Das Samenmaterial war das nämliche, wie bei voriger Kultur. Es wurde gewonnen durch Abstreifen der trockenen Fruchtstände, Befreiung von Kelchblättern und Kapseln mittelst Abreiben zwischen den flachen Händen, Auslesen und Reinigen

der Samen durch Siebe verschiedener Maschenweite und Ausblasen. Die Samen waren stark verpilzt, infolge der andauernd feuchten Reifezeit, welche eine üppige Entwicklung der auf den Infloreszenzen von Ericaceen vegetierenden Rußtaupilze zur Folge hatte, worauf später noch zurückgekommen werden wird. Die Samen wurden wiederum 7 Tage lang unter 3 maliger Erneuerung des Weichwassers geweicht und dann in einen Topf mit weißem Sand, der durch 2 maliges Erhitzen im Dampftopf keimfrei gemacht wurde, auf die Oberfläche desselben verteilt. Nach 17 Tagen war der Beginn der Keimung sichtbar; nach 25 Tagen keimten beinahe alle Samen, daneben traten weiße und rötliche, flaumige Pilzwucherungen auf. Da dieses Substrat keine für die Samen geeigneten Stoffe zur Weiterentwicklung enthalten konnte, wurde es mit einem sterilen Heidebodenauszug begossen. Nach 5 Monaten untersuchte ich die Wurzeln der nicht besonders kräftig aussehenden Pflänzchen; sie waren steril.

Nach 1 Jahr waren sie bei 3 cm hoch und besaßen 9—11 Blattpaare. Die Wurzeln waren wiederum nicht verpilzt.

Nr. 13. Sterilisierte Samen (mit 96 %igem Alkohol). Steriler Torf.

Feinst zerteilter Torf wurde 3 mal im Dampftopf sterilisiert und hierauf *Erica*-Samen, die zuerst mit Wasser kurze Zeit, dann 2 Min. mit 96 %igem Alkohol geschüttelt, hernach 3 mal mit sterilem Regenwasser behandelt wurden, gegossen und auf dem Substrate verteilt. Daß die Samen den starken Alkohol ohne Schaden ertrugen, zeigte die schnelle Ankeimung; das fernere Wachstum verzögerte sich jedoch etwas, die Pflanzen waren nach 9 Monaten immerhin so kräftig, daß an einem weiteren Fortkommen nicht zu zweifeln war, mit Ausnahme weniger besonders schwächlicher Exemplare, deren Sproßspitzen weiß wurden.

Die nach 10 Monaten 2—3 cm hohen Pflänzchen waren mit 5—6 Blattpaaren versehen, welche zwar eine dunkelgrüne Farbe, aber eine sehr schmale Blattspreite aufwiesen. Das Hypokotyl war meist rötlich. Das reich verzweigte Wurzelsystem mit seinen durchgehend langen und schlanken Nebenwurzeln, die ein tadelloses durchsichtiges Bild beim Mikroskopieren ergaben, besaß weder ekto- noch endotrophe Verpilzung.

Nr. 14. Absichtlich verpilzte Samen. Steriler Boden (Sand).

Zu diesem Versuche dienten 1 Monat alte Samen, die aus Fruchtständen stammten, welche bei feuchtem Wetter gesammelt, in einer Aluminiumbüchse 10 Tage lang verschlossen lagen, um die Hyphen der Pilze, welche die Ericaceen besiedeln, zu zwingen, auch in das Innere der Kapseln einzudringen und dort die Samen zu infizieren. In der Tat ergab eine mikroskopische Untersuchung, daß hierdurch dieser Zweck vollkommen erreicht wurde, denn es war kein einziger Samen vorhanden, der nicht stark verpilzt gewesen wäre. Die Kapseln, die beim Abnehmen der Frucht-

stände etwas im Aufspringen waren, schlossen sich infolge der Feuchtigkeit, die durch die Transpiration in der geschlossenen Blechbüchse erzeugt wurde; die Hyphen und Sporen konnten unter diesen günstigen Bedingungen auskeimen und durch die Karpellspalten auch das Kapselinnere verpilzen. Die Fruchtstände wurden dann an der Luft getrocknet und in der üblichen Weise die Samen gewonnen. Letztere gelangten dann trocken in einen Topf voll weißen Sand, der, mit sterilem Heidebodenauszug angefeuchtet, 2 mal im Dampftopf erhitzt wurde. Nach 20 Tagen keimte der größte Teil der Samen, bezw. war im Besitze der Keimblätter, aber auch die Sporen und Hyphen der Pilze hatten sich außerordentlich stark entwickelt, so daß von den braunen Samenschalen nichts zu sehen war, da sie alle mit einem dichten Mantel von olivengrünen und braunen Pilzrasen bedeckt waren. In dem Maße, wie im Verlaufe der Vegetation die Schalenreste durch die Kotyledonen in die Höhe gehoben wurden, verschwand auch die Pilzflora auf dem Substrate, da die Pilze eintrockneten. Nie konnte ich jedoch ein Eindringen von Hyphen in diesem Stadium in die jungen Würzelchen bemerken. Die Beobachtung geschah sowohl in frischem Zustande, wie unter Anwendung verschiedener oft bewährter Fixierungs- und Färbemittel. Da auch später, wenn die jüngeren Wurzeln in den Sand schon eingedrungen waren, dieselben, infolge der Möglichkeit des leichten Entfernens des allenfalls anhaftenden Substrates, ein außerordentlich schönes und klares Bild ergaben, hätte eine Infektion unbedingt auffallen müssen. Auch nach 9 Monaten waren die Pflanzen, die bis 3 cm hoch und mit 4 bis 6 Blattpaaren versehen waren, noch steril. Die Epidermiszellen älterer, öfter gekrümmter Nebenwurzeln waren ab und zu mit körnigem bis kugeligem Plasma ausgefüllt.

Nr. 15. Sterilisierte Samen (96 % Alkohol).
Steriler Boden (Sand).

Die Behandlung der Samen bei der Sterilisierung wurde schon früher beschrieben; das Substrat war auch diesmal wieder weißer Sand, der des öfteren im Trockenschrank erhitzt, dann nach Anfeuchtung mit kochendem Heidebodenauszug noch 2 mal im Dampftopf der Hitze ausgesetzt wurde.

Das Ergebnis dieses Versuches bot nichts Neues; es war das gleiche wie bei der vorbeschriebenen Kultur 14, nämlich steriles Wurzelsystem. Auch das Wachstum der Sprosse war analog derselben; sie stellten schnell emporgeschossene, mit langen Internodien und feinen, schmalen Blattspreiten versehene Pflanzen dar. Im direkten Gegensatz war das unterirdische Wachstum: 8 Monaten alte Pflanzen besaßen außerordentlich kräftig gebaute Wurzeln.

Nr. 16. Absichtlich verpilzte Samen.
Steriler Boden (Heideerde).

Um die Wachstumserscheinungen verpilzter Samen in steriler Heideerde festzustellen, wurde solche Heideerde zwecks Lockerung

mit etwas Sand gemischt und 3 mal im Dampftopfe sterilisiert; die Samen wurden auf dieselbe Weise präpariert wie bei Kultur 14, jeder Same wurde für sich auf die Anwesenheit von Pilzen mikroskopisch geprüft. Die Keimung vollzog sich erst auf Filtrierpapier in einer Glasdose; nach Entwicklung der Keimblätter pikierte ich sie in obiges Substrat.

Nach 8 Monaten war die durchschnittliche Höhe der Keimpflanzen 20 mm, nach 10 Monaten $2^1/_2$ cm mit 10 Blattpaaren und einem Wurzelsystem von 4 cm Länge, das vollständig steril geblieben. Es übte also dieses Substrat eine günstigere Wirkung aus auf das Gedeihen als bei Sand allein, mit Bodenauszug getränkt.

Nr. 17. Sterilisierte Samen (96 % Alkohol). Nicht steriler Heideboden.

Die bis jetzt beschriebenen Versuche mit Samen von *Erica carnea* haben den Beweis erbracht, daß, weil sowohl sterilisierte wie auch typisch verpilzte, nicht sterile Samen in den sterilen Böden nur steriles Wurzelsystem entwickelten, die Verpilzung durch Bodenpilze hervorgerufen wird. Um eine solche künstlich hervorzurufen, und das Beweismaterial dadurch zu vervollständigen, wurde zum Schlusse zu diesem Versuche sterile Samen und nicht steriler Boden, und zwar als solchen die schon mehrfach erwähnte Heideerde, verwendet.

Die Samen wurden nach der üblichen Methode mit 96 %igem Alkohol sterilisiert und zuerst auf Filtrierpapier zur Keimung gebracht; die kräftigsten der Keimlinge wurden, nachdem sie Keimblätter entwickelt und deren Wurzeln nirgends eine Mykorrhiza aufzuweisen hatten, in einem Topf mit nicht steriler Heideerde, vermischt mit gelben Sand, pikiert.

Nach 2 Monaten war schon Infektion eingetreten und nach 8 Monaten waren bei jedem Exemplar zahlreiche Infektionsstellen zu verzeichnen. Diese Infektion durch Substrathyphen war überall unzweideutig. Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe kurz zusammenfassend, kann festgestellt werden, daß in keinem einzigen Falle eine Verpilzung der Wurzel von der Stecklingssproßachse oder vom Samen aus, eingetreten war. Besonders beweiskräftig erscheinen hier die Kulturen, zu denen absichtlich stark verpilzte Samen Verwendung fanden. Zudem ist schon die Art und Weise der Verpilzung, ihre wahllos zerstreut auftretenden Infektionsstellen, ein nicht zu unterschätzender Beweis der Annahme, daß die Mykorrhiza diese beiden Ericaceen durch Bodenpilze hervorgerufen wird, ihre Anwesenheit oder Abwesenheit keinerlei Einfluß auf die betreffenden Pflanzen hat, daß daher hier die Verpilzung als etwas Zufälliges anzusehen ist und wir den Pilz selbst als harmlosen Parasiten betrachten können.

Ich habe 3 Jahre alte, pilzfreie *Calluna*-Pflänzchen heute noch in Kultur, denen man nichts anmerkt, daß sie der Pilze entbehren, und auch Rhyner gelang die Kultivierung steriler *Calluna*-Pflänzchen, während dies Ternetz nicht gelungen ist.

Rhyner erwähnt aber, daß die Verpilzung der jungen *Calluna*-Würzelchen von der Samenschale über die Wurzelhaube der Wurzeln hin durch Querhindurchwachsen erfolgt, was ich nie beobachten konnte und was obigen Versuchsergebnissen auch direkt widersprechen würde.

## Die Verpilzung der Samen.

Nachdem die Kulturversuche ergeben hatten, daß die auf den Samen sich ansiedelnden Pilzsporen und Hyphen an der Mykorrhizabildung nicht beteiligt sind, hat es keinen Zweck, auf die Systematik derselben näher einzugehen. Daher unterblieb auch eine Trennung und Isolierung der verschiedenartigen Pilze, die unter dem Sammelnamen „Rußtau" die Infloreszenzen von *Erica* und in besonders hohem Maße *Calluna* befallen, deren Sproß- und Infloreszenzachsen und nach der Blütezeit die abgestorbenen Kelch- und Blumenblätter oft ganz schwarz davon erscheinen. Einheitlicher dürfte die Pilzflora bei *Erica carnea* sein; man kann während der Blütezeit am Grunde der Kelchblätter oft die graugrünen Konidienrasen von *Cladosporium*-Arten beobachten, deren Konidien nach der Reife bei feuchter Witterung auskeimen und ihre Hyphen auch zwischen die schon etwas geöffneten Karpellwände senden, worauf sie dann die Samenschalen infizieren. Nach Aufbringen von *Erica*-Samen auf Nährgelatine ist es keine Seltenheit, nur diesen Pilz allein auftreten zu sehen. Ist die Witterung während der Reifezeit der *Erica* trocken, so gelingt es nicht selten, Samen aus der Kapsel bei genügender Sorgfalt zu gewinnen, die im Pflaumendekoktgelatine oder dergleichen sich als völlig steril erweisen. Andere Verhältnisse herrschen bei *Calluna*, die meist im Oktober zu reifen beginnt, bei uns eine Zeit, wo Frühnebel sich reichlich einstellen, wodurch günstige Bedingungen geschaffen werden für das Auskeimen der den Infloreszenzen und Sprossen anhaftenden unzähligen Pilzsporen, Dauerzellen usw. Zahlreiche Hand- und Mikrotomschnitte durch alle Stadien des Fruchtknotens bis zum reifen Samen haben nichts zutage gefördert, was auf die Anwesenheit von Pilzen, die lebendes Gewebe befallen, schließen ließe. Solange die Karpellen noch grün und der Same noch weiß ist, kann niemals dann im Gewebe eine Pilzinfektion beobachtet werden. Ist das Gewebe jedoch am Absterben, welcher Vorgang an den Nähten der Kapsel zuerst eintritt, so wird auch sogleich eine Pilzhyphe dort eindringen und dem absterbenden Gewebe folgen, bis sie auf die nun schon bräunlichen Samen stößt, wobei sie diese infiziert, wenn auch die Kapsel noch scheinbar geschlossen ist. Die Wachstumsbedingung der Rußtaupilze hat Neger in einer größeren Abhandlung eingehend erörtert, weshalb diese Verhältnisse hier nur kurz gestreift werden konnten, um so mehr, da sie ja keine weiteren Beziehungen zu unserem Thema haben.

## Isolierung des Wurzelpilzes.

Seit der Entdeckung Bernards und Burgeffs über den Zusammenhang zwischen der Mykorrhiza der Orchideen und deren schweren Kultivierbarkeit, sowie den bahnbrechenden Arbeiten des Letzteren über die Isolierung der Wurzelpilze und deren praktische Verwendung im Gärtnereibetrieb, welchen wir es zu verdanken haben, daß die Orchideen, besonders die tropischen, in unseren Gewächshäusern eine ständige Zierde bilden, fehlte es nicht an Versuchen, auch die Pilze der Mykorrhiza anderer Gewächse zu isolieren, von denen nur 1, der unserem Thema naheliegt, erwähnt werden soll. Ternetz isolierte aus *Calluna*-Wurzeln 5 Pilzarten, war sich der Sache aber selbst nicht sicher, ob diese mit dem Mykorrhizapilze identisch waren, da es ihr, wie schon erwähnt, nicht gelang, sterile Pflänzchen zu erhalten und sie deshalb auch keine künstlichen Infektionsversuche anstellen konnte. Da mir nun aber eine Anzahl Töpfe steriler *Calluna*- und *Erica*-Pflanzen zur Verfügung standen, war ja hiermit die erste Bedingung zur Vornahme künstlicher Infektion erfüllt. Größere Schwierigkeiten verursachte die Auffindung und Isolierung des Pilzes, da derselbe die Zellen der Wurzelepidermis bewohnt, an welcher außen naturgemäß zahlreiche andere Hyphenfragmente und Pilzsporen haften bleiben, die, trotz bester Reinigung der Wurzeln, nicht zu entfernen sind und zu falschen Resultaten Veranlassung geben können. Es war daher angezeigt, sich vorher ein Übersichtsbild zu verschaffen, welche Pilze aus der den *Calluna*-Wurzeln anhaftenden Erde auf den gebräuchlichen Nährböden zur Entwicklung gelangten. Zu diesem Zwecke wurden ungereinigte Wurzeln mit Wasser geschüttelt, dann sofort von der trüben Flüssigkeit mittels einer Pipette 1 ccm abgesaugt und in ein Freudenreichkölbchen mit 10 ccm sterilem Wasser gegeben und gut vermischt. Von dem Inhalt legte ich dann sogenannte Verdünnungsplatten an, wie sie in der Gärungsphysiologie zur Trennung von Hefen und Bakterien angewendet werden.

3 Reagensröhren mit der betreffenden Nährgelatine, das war ein Auszug von einem Hochmoortorf mit 10 % Gelatine, wurden im Wasserbade auf 40° erwärmt, in die flüssige Gelatine mittels einer sterilen Pipette in das 1. Röhrchen 3 Tropfen von dem Inhalt des Freudenreichkölbchens gegeben, durch Schwenken des Reagenzglases gut vermischt, hierauf von diesem 1 Tropfen in das 2. Glas und hiervon 2 Tropfen in das 3. Röhrchen gebracht, worauf die Gelatine in 3 Petrischalen unter dem Impfkasten ausgegossen wurde. Es entwickelten sich fast stets auf den Platten *Citromyces*, *Penicillium*, seltener *Mucor*, sehr häufig die schleimigen Kolonien von *Dematium*-Arten, sowie die olivgrünen Rasen von *Cladosporium*, dann noch ab und zu *Aspergillaceen*, außerdem manchmal, jedoch nicht immer, die kurzrasigen, schneeweißen Myzelien von *Cephalosporium* und auch sterile Myzelherde.

Diese Kulturversuchsreihe wurde noch erweitert durch Heranziehung anderer Nährböden verschiedener Zusammensetzung, wie

Gemische von Torfgelatine mit Bodenauszügen von den betreffenden Ericaceenstandorten, dann letztere vermischt mit kohlehydratreicheren Nährböden usw.; sie zeitigten aber keine wesentlich anderen Ergebnisse, weshalb zu den Versuchen zur Isolierung des Pilzes aus den Wurzeln übergegangen werden konnte.

Angeregt durch die Versuche, die Fuchs behufs Reinzüchtung von Mykorrhizenpilzen anstellte, ging auch ich hierbei von frischinfizierten Wurzeln, und zwar vorerst von *Calluna vulgaris* aus, welche ich der obenbeschriebenen Kultur Nr. 5 entnahm. Das betreffende Pflänzchen wurde unter der Wasserleitung von der anhaftenden Erde mittels Pinsel gereinigt, dann gelangte es auf einen Objektträger, auf welchem es mittelst sterilem Regenwasser und in heißem Wasser abgekochten, vorher durch Eintauchen in sterilem, kalten Wasser abgekühlten Pinsel vollends gereinigt wurde. Sodann wurde mikroskopiert und sich diejenigen Stellen gemerkt, an welchen frischinfizierte Zellen sich befinden, was sich durch den etwas Licht brechenden Hypheninhalt unschwer erkennen ließ. Hierauf wurde das Pflänzchen bezw. die Wurzel desselben nochmals abgespült und dann mittelst sterilen Rasiermessers die betreffenden meist am Ende des Wurzelsystems sich befindlichen Stellen abgeschnitten, klein zerhackt und mit einer sterilen Pinzette etwas davon erfaßt und auf das mit Wasserdampf beschlagene Deckglas einer vorher bereitgestellten feuchten Kammer gebracht und das Deckglas sogleich wieder auf den Glasring gegeben. Da sich auf dem Kammerboden etwas Wasser befindet, beschlägt sich das Deckglas sofort wieder mit Wasserdampf, was ein Austrocknen der Wurzelstückchen verhindert. Es wurde dann in einem Reagenzglas steriler Torfagar flüssig gemacht, auf 40° abgekühlt und unter den Impfkasten ein Tropfen mittelst sterilem Glasstabes auf die Unterseite mit den Wurzelstückchen des abgehobenen Deckglases gebracht, und letztere gleichmäßig verteilt, dann das Deckglas wieder aufgesetzt, womit die Kultur fertiggestellt war. Von solchen Kammerkulturen wurden meist mehrere angelegt, gewöhnlich 5.

In einer derselben entwickelten sich nach längerer Zeit aus dem Epidermiszellenmyzel lange, schwach-septierte, bis zu 1,6 $\mu$ dicke Hyphen, die später eine rein weißflaumige Kolonie bildeten. Da der Ursprung aus dem Zellinnern, d. h. die Verbindung mit demselben, sicher war, wurde, um einer Verunreinigung durch andere etwa noch auftauchende Myzelien aus dem Wege zu gehen, die betreffende Kolonie abgeimpft und in ein Reagenzglas mit flüssigem 40° warmen, sterilen Torfagar gebracht und nach dem Mischen in eine Petrischale gegossen. — Innerhalb 14 Tagen war dieselbe mit mehreren schneeweißen, flaumigen Kolonien versehen, deren Myzel aus 1,6 $\mu$ dicken Hyphen bestand, welche ab und zu in Oïdien zerfielen. Die Kolonien verloren jedoch bald ihre weiße Farbe; diese ging in eine graue, unten dunkelbraune über. — Die Hyphen, die anfangs 1,6 $\mu$ im Durchm. hatten, bildeten auch zahlreiche Schleifen; die älteren waren braun und besaßen eine Dicke von 3,8 $\mu$. Leider entwickelten sich, trotz-

dem die verschiedensten Versuche unternommen wurden, keinerlei Fruktifikationsformen; das Myzel war und blieb steril. Es traten im Laufe der Kulturversuche ganz ähnliche Kolonien in den Kammerkulturen auf, die jedoch Konidien bildeten, und dadurch als der Gattung *Cephalosporium* angehörig identifiziert werden konnten; ihre Kolonien blieben jedoch weiß und Infektionsversuche damit ergaben ein negatives Resultat. Mit dem sterilen Myzel wurden dann Infektionsversuche angestellt, in der Weise, daß zuerst dasselbe in einem sterilen Bodenauszug geimpft wurde. Es zeigte sich, daß es darin zu üppiger Entwicklung kam; nur bildete es hier gleich anfangs graue Lufthyphen und bald eine unten schwarz werdende Decke auf der Flüssigkeit. Es war daher möglich, durch Schütteln des sterilen Myzels mit Bodenauszügen, dasselbe darin so zu verteilen, daß damit die sterilen Kulturböden begossen und infiziert werden konnten.

### 1. Infektionsversuch.

Ein kleiner Teil der sterilen Keimpflanzen von *Calluna vulgaris* aus der in der 1. Versuchsreihe beschriebenen Kultur Nr. 6 wurde mitsamt der anhaftenden Erde in einen anderen, kleineren Topf mit einem mehrmals im Autoklaven bei 120° sterilisierten Gemische von Deisenhofener Erde und gelbem Sande übertragen, sodann sogleich mit einem Bodenauszug begossen, in dem Myzel aus einer oben erwähnten Freudenreichkultur durch Schütteln verteilt worden war. Die Pflänzchen wuchsen nicht rasch, hatten aber ein langes, verzweigtes Wurzelsystem nach $^1/_2$ Jahre erhalten. Die ursprünglichen Wurzeln, die steril geblieben, hatten zahlreiche, frische Nebenwurzeln entwickelt, welche alle typisch infiziert waren. Die Einwanderung der Hyphen ließ sich sehr leicht feststellen und bot das gleiche Bild, wie es an frisch infizierten Stellen von Wurzeln aus dem Freien der Fall ist.

### 2. Infektionsversuch.

9 Mon. alte Keimpflanzen aus der früher beschriebenen Kultur Nr. 8, die schon eine stattliche Größe erreicht hatten, wurden in ein gleiches Erdgemisch wie bei vorigem Versuch pikiert, das vorher wiederum ausgiebig erhitzt war, damit ein völlig keimfreies Substrat erzielt wurde. Die Wurzeln wurden erst mikroskopiert und stets steril befunden. Die Infizierung erfolgte gleichfalls durch Begießen mit Bodenauszug mit dem gleichen Myzel. Die Pflänzchen dieses Versuches kränkelten anfangs, erholten sich aber dann rasch, nachdem die betreffende Kultur in einen sonnigen Raum gestellt wurde, so daß nach der 1., nach 2 Monaten erfolgten Untersuchung, die keine frischentwickelten Wurzeln ergab, eine 2., nach weiteren 2 Monaten die Anlage vieler Nebenwurzeln mit typisch infizierten Zellen aufwies. In einem bestimmten Falle erfolgte die Infektion in der 40. Zellreihe hinter dem Meristem und ging wie gewöhnlich von einem angelagerten Substratpartikelchen aus, erreichte jedoch hier keine größere Ausdehnung. Eine

2. Infektion war 15 Zellenreihen hinter der 1. zu bemerken. Hier war die Verpilzung bereits intensiver; zuerst kam 1 infizierte Zelle, hierauf 4, dann reihten sich in kurzer Aufeinanderfolge infizierte und sterile Zellen aneinander.

Daß die Infektion nur durch den isolierten Pilz hervorgerufen wurde, war schon dem Umstande zu entnehmen, daß das alte Wurzelsystem nirgends Infektionsstellen zu verzeichnen hatte, also steril geblieben war. Es besaß im Gegensatz zu den durchsichtigen, infizierten Nebenwurzeln eine gelbe Farbe; das Plasma der Epidermiszellen war zum Teile zu kugeligen Agregaten zusammengelaufen. Mit *Erica carnea* wurde ein Versuch nicht unternommen, doch dürfte anzunehmen sein, daß sie von demselben Pilz wie die *Calluna* infiziert wird; das läßt sich daraus schließen, daß sterile Pflänzchen von *Erica* in nicht steriler *Calluna*-Erde in kürzester Zeit an den Wurzeln infiziert wurden.

Mit dem sterilen Myzel wurden noch weitere Versuche, es zum Fruktifizieren zu veranlassen, unternommen, die jedoch noch nicht abgeschlossen sind. Als Nährböden hierzu gelangten bei dieser Versuchsreihe hauptsächlich verschiedene sterile Erden zur Verwendung, die zum Teil auch humöser Natur waren.

Aus frischen, dem Standort entnommenen Wurzeln von *Calluna vulgaris* und *Erica carnea* wurde gleichfalls der Pilz zu isolieren versucht; es entwickelten sich bei beiden Arten die gleichen Kolonien, die in Gelatineplatten grauflaumige, ähnlich den vorbeschriebenen Myzelien, unten bald schwarz werdende, sterile Pilzherde bildeten; ihre älteren, braunen Hyphen hatten das sonstige Verhalten derjenigen, die sich auf den Ericaceenwurzeln ansiedeln und deren junge Seitenzweige die Epidermiszellen infizieren.

## Die Verbreitung der Mykorrhiza bei den Ericaceen

steht in innigem Zusammenhang mit der mehr oder minder humösen Beschaffenheit des betreffenden Bodens. Sämtliche Vertreter der ganzen Klasse der *Ericales*, also einschließlich der Familie der Pirolaceen, sind fakultativ mykotroph; daraus erklärte sich auch, daß z. B. alle Arten, die ich von der Heide im botanischen Garten in Nymphenburg entnahm, typisch verpilzt waren, weil alle im nämlichen Substrate gediehen, welches sehr humöse Erde war. Es waren dies:

*Andromeda calyculata* und *polifolia*, *Arotostaphylos uva ursi* und *nevadense*, *Calluna vulgaris*, *Bruckenthalia spiculifolia*, *Erica carnea*, *mediteranea*, *Gaulteria procumbens*, *Oxycoccus macrophyllum*, *Rhododendron chamaecistus*, *ferrugineum* und *hirsutum*, *Vaccinium macrocarpus*, *myrthillus*, *uliginosum*, *vitis Idaea*.

Auch die in Töpfen kultivierten Ericaceen der Treibhäuser des botanischen Gartens waren sämtlich verpilzt; ebenfalls eine Folge der Beschaffenheit der betreffenden Erde und der Luft-

feuchtigkeit. Untersucht wurden: *Arbutus unedo, Clethra arborea* und *aluminata, Daboecia, Erica caffra* und *subdivaricata, Macleania punctata, Pentapterigia serpens* und *Psamisia macrophylla.*

Die unseren einheimischen Ericaceen nahestehenden *Erica caffra* und *subdivaricata* boten das gleiche Bild bezüglich der infizierten Epidermiszellen. Etwas abweichend verhält sich die tropische *Clethra,* bei welcher Epidermis und Subepidermis pilzfrei, die 3., 4. und 5. Rindenschicht mit bis 5,8 μ dicken Hyphen, versehen waren. Außerdem ist dieses die einzige Art, bei der Wurzelhaare vorhanden waren, wenn auch in geringer Ausdehnung.

*Daboecia* hat unseren Ericaceenarten ähnliches Wurzelsystem; hier sind wiederum nur die Epidermiszellen verpilzt, ebenso *Macleania punctata,* die zwar dicke Wurzeln, aber sehr kleine, verpilzte Epidermiszellen besitzt und *Psamisia macrophilla.* Bei *Pentapterigia serpens* sind die 3 äußersten Rindenschichten durch oft zum Teil blasenartig aufgetriebene Hyphen angefüllt, jedoch nur zonenweise, gewöhnlich in der Nähe der Nebenwurzelninserierungen. Das Vorkommen der Mykorrhiza an unseren einheimischen Arten hängt natürlich in der Natur, wie schon erwähnt, von der Beschaffenheit der Bodenverhältnisse ab. Man findet an sehr trockenen Stellen sowohl *Calluna,* wie *Erica carnea* oft unverpilzt. Infizierte *Calluna*-Pflänzchen in Töpfen, die trocken gehalten wurden, verloren ihre Verpilzung alsbald.

## Die Mykorrhiza der Pirolaceen.

Im Gegensatz zu den vorbeschriebenen Ericaceen, deren Stecklinge und Samen in verhältnismäßig kurzer Zeit Wurzelsysteme entwickeln und daher für Kulturversuche geeignet waren, schienen solchen hier unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenzustehen, wollte man auf diese Weise die Abstammung des Pilzes, dessen Einwanderung und Ausbreitung feststellen; daher wurde als erstes der Weg der direkten Beobachtung beschritten an der Hand von Längsschnitten durch ganze Wurzelanlagen jeglichen Alters, was bei den ziemlich kräftigen Wurzeln, die sehr instruktive Präparate lieferten, ohne weiteres möglich war. In 2. Linie wurden dann, gewissermaßen als Ergänzung zu den so erhaltenen Resultaten, einige Kulturversuche[1]) unternommen, welche sich auf die Erzielung frischer Wurzeln an Pflanzen in sterilen Substraten und auf Keimversuche erstreckten. Um hier wie bei Stecklingen die Neubildung von Wurzeln zu veranlassen, war es nötig, den Sproß mit einem Stück des Rhizomes zu verwenden, welches, mit Ausnahme des Wurzelsystemes von *Pirola uniflora* und von *Monotropa,* nicht verpilzt ist, daher brauchbare Ergebnisse zu erwarten waren. Die weitere Methode, durch Samenkeimung zu Wurzeln zu gelangen, schien ganz aussichtslos, da die Keimung der Pirolaceensamen überhaupt nicht bekannt war,

[1]) Die Beschreibung dieser Versuche befindet sich im Original dieser Abhandlung, und wurde an dieser Stelle wegen Raummangels unterlassen.

das heißt, es gelang bis heute noch nicht, sie zur Entwicklung zu bringen. Ebensowenig Erfolg versprechend war die Suche nach Keimlingen in der freien Natur, denn die Literatur verweist nur auf ganz wenige Fälle, in denen die Auffindung solcher gelungen sein sollte, und letztere waren auch nicht geeignet, die mykotrophen Verhältnisse klarzulegen, weil diese nicht berührt wurden. Es war also dieser Weg ebenso sehr zeitraubend, so daß ich mich entschloß, die erste Richtung einzuschlagen und Versuche anzustellen, die Samen zum Keimen zu verursachen. Gelangen diese, dann war ja die Hauptfrage gelöst, die darin bestand, festzustellen, ob die Samen, wie bis jetzt angenommen wurde, nur bei Gegenwart eines Pilzsymbionten, analog den Verhältnissen bei den epiphytischen Orchideen, keimen würden, oder solche entbehren könnten. Inwieweit dies gelungen ist, soll am Schlusse dieser Abhandlung erörtert werden, vorerst wollen wir uns mit den mykotrophen Verhältnissen des vegetativen Teiles bei den einzelnen Pirolaceen befassen.

Zu den Untersuchungen wurden von *Pirola*-Arten herangezogen: *Pirola uniflora, P. secunda, P. minor, P. rotundifolia* und *Monotropa Hypopitys*, und zwar aus verschiedenen Gegenden, daher verschiedenen Bodenverhältnissen entstammend. Außer *Pirola uniflora* und *Monotropa* verhalten sich die übrigen 3 Arten in der Ausbildung ihres unterirdischen Vegetationssystemes ziemlich analog.

### 1. Pirola uniflora.

Die vegetative Fortpflanzung erfolgt bei dieser Art durch ein reich verzweigtes System dünner Ausläufer, die weder echte Wurzeln, noch echte Rhizome vorstellen. Andres bezeichnet dieses System als Prokaulom; sie weicht daher in dieser Hinsicht von den übrigen Piroloideen etwas ab, welche ein mit vielen Schuppen versehenes, schneeweißes Rhizom entwickeln, das sich ebenfalls stark verzweigt und an deren Ende zuerst schuppenartige Niederblätter entstehen, denen dann die Laubblätter folgen. *P. uniflora* besitzt nur an den Enden grünliche Schuppenblätter. Das Wurzelsystem fand ich bei den von mir untersuchten Exemplaren stets verpilzt, während Andres eine Mykorrhiza nur bei *P. secunda* feststellen konnte.

Betrachtet man ein entsprechend größeres Stück Wurzelsystem, das vorher unter der Wasserleitung von der anhaftenden Erde gereinigt wurde, so wird man auch ohne Mikroskop schon den Verlauf der Verpilzung wahrnehmen können, und zwar an der verschiedenen Färbung. Die verpilzten Stellen sind mehr oder weniger gelblich, während die sterilen Zonen weißlich bis glashell erscheinen. Letzteres ist hauptsächlich der Fall bei neuangelegten Seitenzweigen, welche mitunter im Sommer nach längerem warmen Regen beträchtlich lang werden können, bevor sie infiziert werden. Die Pilzvegetation setzt dann erst viel später ein, besonders wenn der betreffende Boden bei längerem Regenmangel stark austrocknete. Aber auch unter den älteren Wurzel-

teilen bemerkt man oft Zonen, die durch ihre hellere Färbung auffallen und nicht verpilzt sind, woraus man wohl den Schluß ziehen kann, daß auch hier die Verpilzung eine zufällige und von der Gegenwart der betreffenden Pilzspezies im Boden abhängig ist. Mit schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskop zeichnen sich die infizierten Epidermiszellen durch grauen Inhalt aus, der vom Zellrand überall gleichweit entfernt erscheint. Die Epidermiszellen der frisch angelegten Seitenzweige sind sehr voluminös und besitzen beiläufig eine Länge von 100—140 $\mu$ und eine Breite von 60—85 $\mu$; Wurzelhaare fehlen vollständig. Die wachsende Zone ist geschützt durch wenige große Zellen in Form einer stark reduzierten Wurzelhaube. Wie aus obigem hervorgeht, ist die Verpilzung von verschiedenen äußeren Faktoren abhängig, von welchen wohl die Temperatur und Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens und der Luft die größte Rolle spielen. Die Infektion kann sowohl gleich hinter den Zellen des Meristems auftreten, die Spitze wird jedoch immer verschont davon, oder sie tritt erst ein gutes Stück später auf und läßt eine ansehnliche Länge unberührt, wobei es dann nicht ausgeschlossen ist, daß diese sterilen Zellen erst im Laufe der Zeit infiziert werden, was dann die Folge hat, daß mitten unter Epidermiszellen mit schon degenerierten Hyphenknäueln, Stadien mit frischer Infektion zu bemerken sind. Ähnliche Verhältnisse trafen wir auch bei *Calluna*- und *Erica*-Wurzeln an, nur ist bei *Pirola uniflora* und den übrigen Piroloideen, die intrazellulare Infektion von dem Vorhandensein eines interzellularen Myzels abhängig, d. h. zuerst erfolgt die Verpilzung der Interzellularen zwischen Epidermis und Subepidermis und von diesen aus diejenige des Zellinhaltes selbst.

Den Vorgang der Infektion verfolgt man am besten an Hand eines Mikrotomschnittes. Zu dessen Herstellung wurde ein mehrere Zentimeter langes Stück des betreffenden Wurzelsystems mit einigen Verzweigungen zwischen 2 Glasplättchen gelegt, um eine ebene Fläche zu erzielen, damit später bei der Vornahme des Schneidens möglichst das ganze System getroffen wird, um den lückenlosen Verlauf der Verpilzung zu verfolgen, und in Juelscher Fixierflüssigkeit 24 Std. stehen gelassen, dann in der üblichen Weise in Alkohol von steigender Konzentration bis Xylol weiterbehandelt und von Xylol in Paraffin gebracht. Erst beim Ausgießen in Blöcken werden die Glasplättchen wieder vorsichtig entfernt. Da die von mir verwendeten Ausgußschälchen meist einen unebenen Boden besaßen, half ich mir in der Weise, daß ich auf den Boden des gut mit Glyzerin eingeriebenen Schälchens ein in dasselbe passendes, ebenfalls auf beiden Seiten mit Glyzerin versehenes Glasplättchen legte, worauf dann das betreffende Objekt in dem flüssigen Paraffin orientiert wurde. Nach dem Erkalten löst sich dann vom Blocke das Glasplättchen mit Hilfe eines Messers leicht ab. Auf diese Weise konnte ich 3—4 $cm^2$ große Wurzelsysteme zusammenhängend auf einen Schnitt bringen. Nach dem Trocknen des aufgeklebten Schnittes wurde nach Entfernen des Paraffins durch Xylol derselbe in eine 1 %ige Chrom-

säurelösung verbracht, auf ca. 2 Std., dann zum Auswaschen in Wasser, nach letzterem in die gebräuchliche Safraninlösung auf 24 Std. Nach dem Herausdifferenzieren der Kerne in eine Pikrin-Anilinblaulösung nach Strasburger, und zwar auf 4—12 Std. Bei Überfärbung, d. h. wenn außer dem Pilzmyzel auch noch das Gewebe zu viel der blauen Farbe angenommen hat, wurde mit 96 %igem Alkohol, dem man 1—2 % schweflige Säure zusetzte, differenziert. Zwecks Sichtbarmachen von Stärke gelangten dann die Schnitte in eine wässerige Gentianaviolettlösung auf 2 Min., hierauf wurde mit 96 %igem Alkohol abgespült, dann absoluter Alkohol und letzte Färbung mit Orangenelkenöl, letztere unter dem Mikroskop. Diese Methode gab sehr brauchbare, instruktive Präparate. Es färbten sich die Kerne rot, das Myzel blau, Zellwände gelb bis grau und Stärke violett. An einem besonders instruktiven Mikrotomschnitt kann man die erste Infektion an einer Zelle hinter dem Meristem einer längsgetroffenen Wurzel unschwer feststellen. An der Außenseite derselben zieht sich eine Schnallenhyphe entlang, die sich vor dieser Zelle verzweigt und ihren Zweig zwischen die Längswände der Epidermiszelle sendet. Sofort bei seinem Eintritt gabelt er sich, indem nach rechts und links je 1 Hyphe am Rande der Zellwand weiterwächst. Das weitere Wachstum dieser Hyphen gestaltet sich höchst merkwürdig; sie septieren nämlich sehr reichlich und sind im Begriffe, auch Schnallen zu bilden. Diese wachsen aber zu ganz bizarren, haustorienartigen Ausstülpungen aus, die sich rasch vergrößern, schließlich in die Länge wachsen und dem entgegengesetzten Zellrande der Rückwand zu, wo sie sonderbarerweise wieder regelmäßige Hyphen bilden, die dann in einer Schicht von ca. 5 Fäden entlang der subepidermalen Zellreihe verlaufen und von hier aus gegen die neu entstandenen Zellen zuwachsen. Die Zellwände umkleiden sich dann förmlich mit dem durch Fusionen oben benannter Schnallenauswüchse entstandenen Myzelnetz, das unter dem Namen Hartigsches Flechtwerk bekannt ist, und das auf Kosten der Mittellamellen lebt. In den Interzellularen sind die Durchmesser der Hyphen normal rund. Die Infektion des Zellinnern geht immer von dem Myzelstrang zwischen Epidermis und Subepidermis aus; von den Seitenwänden konnte ich eine solche nie beobachten. Der Reiz, der sichtlich von der Verbindungsfläche der Epidermis und dem übrigen Gewebe auf die Hyphen ausgeübt wird, und das schnelle Zuwachsen, macht sie zu einem Durchdringen der Seitenwände unfähig. Erst wenn durch den Myzelstrang wieder die normalen Hyphenformen entstehen, ist von ihnen aus eine Durchbohrung der Epidermiszellrückwand möglich. Unter dem Einfluß des Myzelstranges bilden sich im Innern der Epidermiszellen zahlreiche, kleine Vakualen, deren Vorhandensein auf eine Konzentrierung des Zellsaftes hindeutet. Dadurch entstehen dementsprechend viele Plasmastränge, vom Kern ausgehend, der meist der Rückwand anliegt. Nun durchbohrt eine der auswachsenden Hyphenzellen die rückwärtige Zellwand und folgt diesen Plasmasträngen, welche ihnen

später zur Nahrung dienen. Zu demselben Zeitpunkt findet eine Plasmolyse statt, die Vakuolen vereinigen sich schnell und das Plasma zieht sich stark von der Wand zurück, dabei den Zellkern mitreißend. Der Zellsaft wird von den Hyphen wahrscheinlich aufgebraucht. Dann bemächtigen sie sich des Plasmas selbst, wobei offenbar verschiedene Enzyme von seiten des Pilzes eine Rolle spielen dürften. Da der Kern stets dort sich befindet, wo das Plasma durch die Schrumpfung sich konzentriert, wird auch er bald von Hyphen umsponnen sein und wohl auch von diesen durchquert werden. Die Hyphen haben einen Durchmesser von ca. 1,6 $\mu$ und fallen durch ihr eigentümliches bogen- bis hakenförmiges Wachstum auf, welches an die Form von Schnallen erinnert. Das Myzelwachstum spielt sich nämlich im Zellinnern auf die gleiche Weise ab wie beim Durchdringen der Mittellamelle, nur daß sie hier freien Spielraum vorfinden, während sie sonst zwischen 2 Zellwänden vegetieren müssen. Diese haken- und bogenförmigen Hyphenenden verschlingen sich dann ineinander, hierdurch den wirren Knäuel zustandebringend, in welchem dann der Zellkern kaum mehr sichtbar ist. Der Zellinhalt wird nun vollständig aufgebraucht, neue Auszweigungen der Hyphen erfolgen nicht mehr; die vorhandenen haben die Tendenz sich aneinander zu legen und weil dies in Form des geschrumpften Plasmakörpers erfolgt, umgeben sie den Kern in einem oft ganz regelmäßigen, rechteckigen Winkel, dabei sind die Hyphen stark angeschwollen. Dieser Zustand dauert jedoch nicht lange, dann erfolgt vom Zentrum aus die Auflösung der Hyphenquerwände und der Verlust des Plasmas. Die Hyphen schrumpfen zusammen, wobei klumpenartige Komplexe entstehen, die später eine gelbliche, homogene Beschaffenheit annehmen. Seitliche Verbindungen der einzelnen Knäuel konnten bei *Uniflora* nicht wahrgenommen werden. Der Kern wird hier nicht mehr regeneriert und auch das Plasma der Zellen ist vollständig verschwunden. Vergleicht man das Verhalten der von dem Pilze befallenen Organe mit denjenigen bei Orchideen, z. B. *Neottia*, so ergeben sich wesentliche Unterschiede schon bei der Einwanderung des Pilzes, welcher bei letzterer nach Magnus zwar meist vom Rhizom zur Wurzel und von Epidermis zu Epidermis übertragen wird, jedoch auch eine direkte Infektion durch Außenhyphen erfolgen kann, und zwar wächst dann die Hyphe direkt durch die Zellwände durch, ähnlich wie bei *Calluna* und *Erica*, nur hat bei *Neottia* der Pilz 2 Zellschichten zu passieren, um zu den zu infizierenden Rindenschichten zu gelangen. Bei *P. uniflora* kann die Infektion zwar auch von Epidermis zu Epidermis erfolgen, aber stets von einem Interzellularmyzel aus, immer von der Rückwand der Epidermiszelle. Bei den übrigen Pirolaceen, außer *Monotropa*, muß die 1. Infektion der Interzellularen vom Boden aus gehen, weil wir hier eine Differenzierung in Rhizom, welches nie verpilzt ist, und Wurzel sehen. Die Einwanderung der Hyphen ruft in den Verdauungszellen bei *Neottia* eine Anreicherung des Plasmas hervor; bei den Pirolaceen dagegen dient das letztere

den Hyphen zur Nahrung, weil es wie auch Kramař angibt, restlos verschwindet. Damit zusammenhängend kann auch der hypertrophierte Kern sich nicht wieder regenerieren, weshalb man auch niemals einen vollständig normalen Kern in den Zellen mit abgestorbenen Hyphen bemerken wird. Die Tätigkeit der Zelle hat hiermit aufgehört. Bei den Orchideen bleiben die vom Pilz bewohnten Regionen, solange die Wurzel funktioniert, vollständig intakt, bei *P. uniflora* stirbt an älteren Wurzeln die Epidermis ab und schrumpft zusammen, mit ihr auch die ganze Pilzeinrichtung. Auffallend waren in solchen die großen und mitunter auch gelappt geformten Kerne der 2. Rindenschicht, die viel Stärke führte. Ein Pilzmantel wird bei *P. uniflora* nicht angelegt, wenigstens in den von mir untersuchten Exemplaren nicht. Wohl machen an einzelnen Stellen des Wurzelsystems sich befindliche Hyphenstränge den Eindruck, als ob sie aus den Wurzeln entständen, jedoch wird durch eingehende Untersuchung immer unzweifelhaft festzustellen sein, daß die mit dem Interzellularmyzel in Verbindung stehenden Pilzfäden Tochterhyphen des außerhalb der Wurzel verlaufenden Myzelstranges sind. Letzterer besteht aus sehr locker verflochtenen Schnallenhyphen, deren Schnallen nirgends austreiben, außer sie gelangen direkt in die Nähe der Epidermiszellen. Diese Myzelstränge sind auch mit freiem Auge zu beobachten und fallen durch ihre gelblich-weiße Farbe sofort auf. Fehlen sie im Boden, so kann auch eine Infektion der Wurzel nicht erfolgen.

### 2. Pirola secunda.

Diese Art besitzt ein weitverzweigtes Rhizom, das nach Andres aus einem Prokaulom hervorgegangen ist; es ist schneeweiß und legt innerhalb verschieden langer Abstände Rhizomzweige und Wurzeln in den Achseln von Schuppenblättern an. An einem $^1/_2$ m langen Rhizomstück konnten 70 solcher Schuppenblätter, die spiralig angeordnet waren, gezählt werden. Mitunter bleiben jedoch die Wurzeln reduziert. Die Wurzeln selbst sind wenig verzweigt; das größte Wurzelsystem an obigem Rhizomstück hatte eine Länge von 5 cm mit 16 Wurzelspitzen; die betreffende Wurzel an der Basis einen Durchmesser von 1 mm. Die Epidermiszellen der Wurzeln waren zum größten Teil abgestorben; an den nach einwärts gebogenen Zellwänden lagen im Innern noch undeutliche Reste von Hyphenteilen; ein Interzellularmyzel, ähnlich demjenigen des später bei *P. rotundifolia* zu erwähnenden Anfangsstadiums kurz nach der 1. Infektion der Wurzel mit den großlumigen Hyphen, war teilweise sichtbar, nahm scheinbar jedoch keine großen Dimensionen an, auch waren intrazellular frisch infizierte Zellen nicht aufzufinden. Übereinstimmend mit dem kräftigen Wurzelwachstum war das üppige Gedeihen der Pflanze, welche sandigen Waldboden mit wenig Moosvegetation zum Untergrund hatte. Die Größe und der Glanz ihrer Blätter war direkt auffallend und stand im lebhaften Gegensatz zu den auf steinigem mit fettem Humus untermischten

Grunde gedeihenden Exemplaren, deren Wurzeln viel dünner und typisch inter- wie intrazellular verpilzt waren. Besonders ersteres war in so ausgeprägtem Maße der Fall, wie ich es bei keinem der übrigen untersuchten Objekte vorfand. Nichtsdestoweniger war der Habitus der Sprosse ein ziemlich dürftiger und schmächtiger, die Blätter waren schon unansehnlicher und hatten matteren Glanz. Diese Tatsachen sprechen also nicht zugunsten einer mutualistischen Symbiose zwischen Pilz und Wurzel, sondern für die Abhängigkeit des Gedeihens von der physikalischen Beschaffenheit des Bodens. Die Rhizome sind bei *P. secunda* nicht verpilzt und erfolgt daher die Erstinfektion vom Boden aus nach Anlage der jungen Wurzeln. Auf die Infektionsverhältnisse soll an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden, da dieselben analog denjenigen bei *P. rotundifolia* sind und bei dieser eingehend erörtert werden.

### 3. Pirola minor.

Das Untersuchungsmaterial hierzu stammte aus 3 verschiedenen Gegenden, 1 mal von einem sehr humösen Waldboden mit vielem vermoderten Gehölz in der Nähe der Hungerburg bei Innsbruck, dann von einem Gemischtwalde mit Flyschuntergrunde nächst Salzburg und ferner von einem sandigen Fichtenwaldboden mit sehr wenig Moosvegetation bei Starnberg. Bei allen Pflanzen konstatierte ich typische inter- wie intrazellulare Verpilzung der Wurzeln. Das der vorigen Art fast völlig gleiche Rhizom ist auch bei dieser nicht verpilzt. Der Vorgang und die Entwicklung der Infektion spielen sich in derselben Weise ab, wie bei *Pirola rotundifolia* eingehend behandelt wird, nur muß bezüglich des Pilzmantels, der hier angelegt wird, was bei den vorigen beiden Arten nicht beobachtet werden konnte, gleich an dieser Stelle erwähnt werden, daß die Ursache zur Bildung desselben offenbar in dem anatomischen Bau der betreffenden Würzelchen liegen, den Kramař als korralloide Ausbildung bezeichnet, das heißt, es entspringen an den Achsen letzter Ordnung zahlreiche kleinere Seitenwürzelchen, die sich nicht mehr verlängern, öfter wenig in der Mitte anschwellen. Diese Erscheinung, die, nach Pfeffer, mit dem Wechsel nährstoffärmerer und reicherer Bodenschichten zusammenhängt, wie auch Höveler und Möller experimentell nachgewiesen, tritt auch nicht überall und bei jedem Exemplar zutage, obwohl die Pflanze in ihrem übrigen Wurzelteil stets verpilzt ist. Daher kann der Pilz nicht die Ursache hiervon sein, sondern umgekehrt. Die physiologische Bedeutung dieser kleinen Wurzeln dürfte auf Grund der besonders groß ausgebildeten Epidermiszellen in ihrer Funktion als Saugorgane liegen, in welchen der Pilz dann reichlichere Nahrung findet, deshalb sowohl inter- wie intrazellular so üppig gedeiht, daß er nach völliger Ausfüllung der Interzellularen nach außen an der Wurzel weiterwächst und hier dieselbe mit seinem Hyphengeflecht förmlich umspinnt. Die Zellen hinter dem Meristem bleiben anfangs

unverpilzt, daher die Würzelchen in ihrer Nährstoffaufnahme nicht gehindert werden. Verpilzen sie vollständig, dann sterben diese Organe ab und werden schwarz.

### 4. Pirola rotundifolia.

Kramař beschrieb diese Art bereits eingehend in bezug auf ihre anatomischen und mykotrophen Verhältnisse; trotzdem kann ich nicht umhin, hinsichtlich der letzteren auch meine Beobachtungen mitzuteilen, zu welchen mir ein sehr umfangreiches Material, gesammelt in den verschiedensten Gegenden und zu allen Jahreszeiten, vorlag, und das an zahllosen frischen und Mikrotompräparaten untersucht wurde.

In den Achseln der Schuppenblätter des den vorigen beiden Arten ähnlichen, sich ebenfalls reich verzweigenden Rhizomes erfolgt auch hier die Anlage der Rhizomzweige und Wurzelsysteme, welch letztere an Zahl und Wuchs diejenigen der *P. secunda* und *minor* wesentlich übertreffen. Die Ausbildung der Wurzelsysteme ist sehr verschieden; zumeist trifft man ziemlich in die Länge sich entwickelnde von hellgelbbrauner Farbe mit wenigeren, aber dünnen, langen Nebenwurzeln an, seltener sind kürzere, aber dann desto reicher verzweigte Systeme, deren jüngste Achsen mitunter Auszweigungen in der Form ca. 4 mm langer und $^1/_2$ mm breiter, keulenartiger Knöllchen tragen, die Kramař als Saugwurzeln bezeichnet, andere Nebenwurzeln verdicken sich zwar knöllchenartig, wachsen jedoch dann wieder in gewöhnliche dünne, lange Wurzeln aus. Dann finden sich auch Nebenwurzeln, die mehrmals, und zwar auf ganz kurze Strecken, sich knöllchenartig erweitern. Derartige Knöllchenwurzelsysteme, die gar nicht so häufig anzutreffen waren, weil sie scheinbar nur ganz gewisse Standortsverhältnisse bevorzugen, wie z. B. in der Erde liegende, verfaulte Holzstücke, haben dann meist eine dunklere Farbe; nur die Wurzelspitzen erscheinen, wie bei allen übrigen Wurzeln, in der Regel glashell. An Exemplaren, gesammelt am Fuße des Schafberges im Salzkammergut, ferner an solchen an den Ufern der Traun bei Rupolding in Oberbayern, beides Örtlichkeiten von steinigem Untergrund, jedoch mit üppiger Moosvegetation, konnte eine Knöllchenbildung überhaupt nicht konstatiert werden; während ich sie an Wurzeln von Pflanzen von Standorten mit ausgeprägtem, fast nacktem, steinigem Grunde, wie z. B. bei Schliersee und Bayrisch-Zell, des öfteren wahrgenommen habe. In der Nähe des letztgenannten Ortes befindet sich eine Steinlawine, auf welcher viele Hunderte der schönen, weißen Blütenstände im Frühsommer ihre orchideenähnliche Pracht entfalten. Die Lawine selbst ist spärlich bewachsen mit Weiden- und Fichtenstämmchen; Moosvegetation ist nur im Schatten der letzteren, und zwar in den Mulden der Lawine anzutreffen. Die meisten der Infloreszenzen entwickeln sich jedoch auf dem steinigen Grunde außerhalb der Bewachsung und man mußte mit einiger Vorsicht zu Werke gehen und jeden einzelnen Stein behutsam entfernen, wollte man längere Rhizomstücke mit unversehrten Wurzel-

systemen freibekommen. Solche Wurzelsysteme in den verschiedensten Entwicklungsstadien von den jüngsten, noch unverzweigten angefangen, bis zu den ältesten wurden mit einem kleinen Stückchen Rhizom abgeschnitten und nach der schon erwähnten Methode zwischen Glasplättchen fixiert, gehärtet, gefärbt und hiervon Mikrotomschnitte angefertigt. Nachdem sich bei flüchtiger Durchsicht eines Knöllchensystemschnittes zeigte, daß an diesem sämtliche Wurzeln verpilzt waren, wurde zwecks Feststellung der 1. Wurzelinfektion ein Längsschnitt einer jungen, dünnen Wurzel mit nur einer Nebenwurzel untersucht. An 2 Stellen der primären Wurzel war 1 der den Boden an bestimmten Stellen oft förmlich durchwuchernden Myzelstränge, bestehend aus unzähligen, locker miteinander verbundenen Hyphen der verschiedensten Dicke von 0,8—5 μ im Durchm., meist mit Schnallen versehen, quer über der Wurzel sichtbar; offenbar ist letztere durch denselben hindurchgewachsen, da die dicksten Hyphen ziemlich alten Ursprungs sein mußten. In der nächsten Umgebung einer dieser Stellen war nun die 1. Infektion der Wurzel zu konstatieren, indem eine 1,6 μ dicke Schnallenhyphe längs 2er Epidermiszellen verläuft, deren Schnalle im Auswachsen befindlich ist und zwischen die Zellwände oft bis zu 3 μ dicke Fortsätze sendet, die gegen die Subepidermis zuwachsen, ähnlich wie es bereits bei *P. uniflora* beschrieben wurde, hierdurch die Mittellamelle der Epidermiszellen auflösend.

Unter der Rückwand der Epidermiszellen, also zwischen letzteren und der subepidermalen Zellschicht, bilden sie dann einen Strang von mehreren 4 μ starken Hyphen, der nach beiden Seiten in der Längsrichtung der Wurzel sich ausdehnt, wobei die Hyphenzellen oft einseitig nach außen zu auswachsen, dann die Mittellamelle der Epidermiszellen völlig durchwuchern; die subepidermale Schicht bleibt stets unberührt und konnte nie ein Eindringen von Hyphen in dieselbe beobachtet werden. Gleichzeitig mit der 1. interzellularen Infektion fand in unserem Falle auch schon eine intrazellulare der benachbarten Epidermiszellen statt, in dem von dem soeben erwähnten, an der Zellrückwand sich entwickelnden Myzelstrange mehrere ebenfalls 4 μ dicke Hyphen in das Innere gedrungen sind und um den unregelmäßig gelappten Kern einen Knäuel gebildet haben, dessen Hyphen schon bereits geschrumpft waren. Jedoch beschränkte sich die Zahl solcher Infektionen nur auf wenige Zellen, die übrigen blieben unberührt bis zur Basis der Nebenwurzel, welche eine diesmal größere Zone von infizierten Zellen aufwies. Ihre Infektion erfolgte von dem inzwischen sich rasch verbreitenden Interzellularmyzelstrang, indem von letzterem mehrere 1,6 μ dicke Hyphen in das Innere dringen, deren Form und Verzweigung auch hier an austreibende Schnallen erinnert, wie es bei *P. uniflora* der Fall war. Der übrige Teil dieser nicht sehr langen Nebenwurzeln ist intrazellular steril geblieben, interzellular jedoch kann man noch Myzelien bis kurz hinter dem Meristem verfolgen, ein Beweis, daß sich das interzellulare Myzel sehr rasch entwickelt.

Eine andere, etwas ältere Wurzel mit mehreren Verzweigungen zeigte sich schon intensiver intrazellular verpilzt; immerhin waren daran noch ansehnliche sterile Zonen wahrnehmbar, welche auch noch kein interzellulares Netzwerk aufwiesen. Bei etlichen dieser Zonen konnte man auch das Eindringen von Außenhyphen zwischen die Epidermiszellen schön beobachten. Die Verpilzung schreitet rasch vor sich, so daß z. B. an einem Schnitt durch ein Knöllchenwurzelsystem, in unserem Fall von einer Länge von $2^1/_2$ cm mit 11 Saugwürzelchen, interzellular nicht verpilzte Zonen überhaupt nicht vorhanden sind, und nur an eben angelegten, jungen Nebenwurzeln noch sterile Epidermiszellen vorkommen. Das Rhizom, dessen Epidermiszellen noch stärkeführend sind, ist wie bei *P. secunda* und *minor* nicht verpilzt. An der 0,4 mm dicken primären Wurzel und den dünneren Nebenwurzeln verschiedener Ordnung erkennt man in den bereits geschrumpften Epidermiszellen noch die Reste der Hyphenknäuel. Einen Pilzmantel besitzen diese Wurzeln nicht. Ein solcher tritt erst auf, wenn sich im Verlaufe des Wachstums die Epidermiszellen in radialer Richtung bedeutend verlängern. Sehr schön kann man an besagtem Schnitt die 1. Anlage des Pilzmantels verfolgen an einer jungen Nebenwurzel, die 3 knöllchenartige Verdickungen hintereinander besitzt. Die ersten 12 Epidermiszellen waren noch steril, obwohl das Interzellularmyzel bis knapp hinter dem Meristem zu bemerken war. Von der 13. Zelle des ziemlich median gegangenen Längsschnittes war ein Teil der oberen Zellwand getroffen, der andere Teil zeigte das noch nicht infizierte Zellinnere mit dem Zellkern an der Rückwand, von dem Plasmastränge nach allen Richtungen ausstrahlten, wie man es in ganz normalen ruhenden Zellen gewohnt ist zu beobachten. Die gegen die Wurzelspitze und der ganzen Zelllänge nach der Außenseite der Wurzel hin getroffene Zellwand war versehen mit einem Pilzmyzel, das an den hinteren und Seitenwänden der Zellwand aus mehreren parallel verlaufenden Hyphen von 2,2 $\mu$ Durchm. bestand, deren äußerste 1,8 $\mu$ starke soeben das Weite sucht und sich schon längst der Wurzel ein Stück weiter hinzieht. Gegen die noch etwas sichtbare Mitte der Zellwand besteht das Myzel aus durcheinander verschlungenen Hyphen. Die nächste der Epidermiszellen war mit einem schon degenerierten Hyphenknäuel versehen. An der ganz normalen Beschaffenheit der inneren Struktur der erst erwähnten Zelle ist ersichtlich, daß die Umspinnung der Zellwand mit dem Myzel auf die Zelle durchaus keinen Einfluß ausgeübt hat. Die Zelle selbst ist noch nicht abnormal verlängert, auch die nächste, schon mit Pilzknäueln versehene nicht nennenswert. Die Infektion des Zellinnern spielt sich auf dieselbe Weise ab, wie schon früher eingehend behandelt wurde, nur bemerkt man hier noch eine Verbindung der Knäuel mit den Seitenwänden, was bei *P. uniflora* nicht der Fall ist. Diese seitlichen Verbindungshyphen treten aber erst auf, nachdem das Innere des Hyphenknäuels schon degeneriert ist; daher erscheinen sie noch lebenskräftig, weil ja

auch die Peripherie des Knäuels ganz zuletzt der Schrumpfung anheim fällt. Daher erwecken diese Seitenhyphen den Anschein, als ob sie dem Interzellularmyzel die Stoffe aus den schrumpfenden Knäueln zuführen würden, wodurch ersteres neue Nahrung erhält und dann erst befähigt ist, den Pilzmantel anzulegen. Scheinbar stünde damit im Widerspruch, daß im besagten Falle die 1. Zelle, welche Mantelhyphen aussendet, intrazellular noch nicht verpilzt ist; jedoch ist die Kommunikation des Interzellularmyzels mit ihrer Nachbarzelle eine so innige, daß sich eine Nahrungszufuhr auch hier schon äußern kann.

Wenn wir ein typisches Knöllchen betrachten, so finden wir die stärkste Pilzmantelschicht stets außerhalb der radial längsten Zellen, in welchen auch dementsprechend die dichtesten Hyphenknäuel vorhanden sind. Auch Kramař beobachtete, daß der Pilzmantel erst angelegt wird, wenn das Zellinnere vollgepfropft mit Pilzhyphen ist; allerdings gibt er dabei an, daß aus demselben ganze Stränge durch die Zellwand durchwachsen. An keinen der von mir untersuchten Schnitte war dies wahrzunehmen, immer bestand ein Abstand zwischen Hyphenknäuel und Zellwand, der auf ganz median gegangenen Schnitten auf den 1. Blick auffallen mußte. Niemals durchdringen Hyphen des Knäuels die äußere Zellwand, sondern es besteht bloß die schon erwähnte seitliche Kommunikation und die der Einwanderung von rückwärts. Ab und zu wird eben auch die Zellwand getroffen sein, dann sieht man wohl ganze Stränge, die aber dem Interzellularmyzel angehörig sind, in Verbindung mit dem Pilzmantel. Die äußere Zellwand vermag weder der die Wurzel frisch infizierende Pilz zu durchbohren, noch kann dies von den Knäuelhyphen erfolgen. Sie ist bei 1,6 $\mu$ stark, während die inneren Zellwände nur eine Dicke von 0,8 $\mu$ besitzen, welch letztere daher einem Angriff von seiten der Pilzhyphen weniger leicht Widerstand zu bieten vermögen.

Ein Wurzelsystem mit Knöllchen macht den Eindruck einer alten Wurzelanlage, welche aus den schon bei *P. minor* erwähnten Gründen, der verschiedenen Nährstoffhaltigkeit des betreffenden Bodens, mehrere Nebenwurzeln zu frischer Entwicklung bringt, diese dann desto üppigeres Wachstum zeigen, um plötzlich in demselben verzögert zu werden. Einige der Knöllchen wachsen jedoch fort, indem sie in eine Wurzel von gewöhnlicher Dicke auslaufen. Dieses Auswachsen übt einen Zug auf das gesamte hintere Gewebe aus, weshalb die radial vergrößerten Knöllchenzellen dann schief nach oben gerichtet sind; eine gleiche Lage besitzen die Knäuelreste in denselben. Da die Knöllchenzellen von dem Interzellularmyzel der dünneren Mutterwurzel aus infiziert werden, ist nicht anzunehmen, daß die Verpilzung die Volumenvergrößerung bedingt. Die später bei der Beschreibung der Keimungsverhältnisse von *P. rotundifolia* zu erwähnende Tatsache, daß die jüngsten Keimlinge genau so große Epidermiszellen besitzen, die ihnen das Aus-

sehen von Knöllchen verleihen, jedoch nie verpilzt sind, schon aus dem einfachen Grunde, weil der betreffende Pilz in den Kulturen nicht aufkam, daher offenbar als Organe für die Nahrungsaufnahme zu betrachten sind, würde auch der Annahme Kramařs der Funktion der Knöllchen als Saugorgane nichts in den Weg legen. Damit ergibt sich von selbst, daß der Pilz in solchen Fällen großen Vorteil hat und sich dadurch so versorgen kann, daß er nach außen weiterwächst. Es ist also nicht der Pilz die Ursache der Knöllchenform, sondern umgekehrt der Pilzmantel ist die Folge derselben, ähnlich wie es Sarauw annimmt von den Gabelmykorrhizen der Kiefern.

Bei einiger Rücksichtnahme auf die natürlichen Standortsverhältnisse läßt sich die *P. rotundifolia* auch in Töpfen kultivieren, wenn man sie samt ihrem Boden in solche verbringt und mit einem Auszug des letzteren ab und zu begießt. Eine derartige Kultur entwickelte zwischen Topfwand und Erdklumpen einen 7 fachen Rhizomkranz, von dem hellgelbe Wurzelsysteme nach außen zu, dunklere gefärbte in die Erde hinein strebten. An letzteren war die Anlage von Knöllchen bemerkbar, jedoch mit sterilen Zellen. Ein Interzellularmyzel war wohl sichtbar, aber es wies teilweise goldgelbe Färbung auf, ein Zeichen des Absterbens, weil frische Infektionen nicht eintreten können, insofern dem Pilze die Bedingungen in der Kultur nicht zusagen.

Von den Monotropoideen, der 2. Unterfamilie der Pirolaceen, wurden die mykotrophen Verhältnisse an den Wurzeln von

### Monotropa Hypopitys

untersucht. Die Keimungsgeschichte dieser Gattung ist noch nicht vollständig bekannt. Es bildet ein je nach dem Charakter des Bodens verschieden ausgebildetes System von entweder loserem Geflechte, dünnerer längerer Wurzeln oder dichterem, von dickeren und kürzeren, das scheinbar auf Wurzeln von Tannen und Fichten aufsitzt und Drude veranlaßt hat, der *Monotropa* parasitische Lebensweise zuzuschreiben, was jedoch von Solms-Laubach und Kamienski widerlegt wurde, die die Verbindung mit den erwähnten Wurzeln nur durch das Pilzflechtwerk hergestellt, das die *Monotropa*-Wurzeln mit denen der Coniferen zusammenhält, konstatierten. Die Wurzeln der *Monotropa* unterscheiden sich von denen der Piroloideen schon in ihrem anatomischen Bau wesentlich. Der Zentralzylinder nimmt etwa $^1/_3$ des ganzen Querschnittes in Anspruch, das Rindenparenchym, das bei *Pirola* nur aus wenigen Reihen langgestreckter Zellen besteht, setzt sich hier aus vielen, kleineren zusammen. Auf Längsschnitten sieht man das Plerom bis nahe an die Wurzelhaube herangehen, welche aus dem Dermatogen durch Abschnürung 2er Reihen flacher, länglicher Zellen hervorgegangen ist. Im Gegensatz zu den großen Epidermiszellen der Piroloideen, sind diejenigen der *Monotropa*-Wurzeln bedeutend kleiner, etwas

länger (bis 32 μ) als breit (ca. 20—25 μ). Ihre Außenwand wölbt sich aber kuppenförmig empor. Stärke ist im ganzen Gewebe nicht sichtbar; die Reservestoffe sind hier in flüssiger Form vorhanden, damit wahrscheinlich zusammenhängend eine leichter vor sich gehende Wasseraufnahme der Wurzeln aus dem Boden. Die untersuchten Wurzeln entstammten von Exemplaren aus Fichtennadelhumus mit sandigem Untergrund, welcher zwar leicht austrocknete, bei feuchtem Wetter jedoch stark mit Pilzsträngen durchsetzt war. Auf dem nämlichen Standort gedieh auch *P. uniflora*; trotzdem wird die Mykorrhiza der *Monotropa*-Wurzeln offensichtlich von anderen Pilzspezies hervorgerufen, als die der Piroloideen. Ihre Hyphen weisen vor allem keine Schnallen auf und haben bedeutend stärkeren Durchmesser (4—5 μ). Sie umspinnen die Wurzeln mit einem nach Innen etwas dichteren, außen ziemlich lockerem Pilzgeflecht, das mit dem Substrat zahlreiche Hyphenverbindungen besitzt. An Längsschnitten durch eine junge Wurzel, die in unserem Falle an der Spitze noch pilzfrei war, kann man konstatieren, wie sich die Hyphen zwischen die 1,6 μ dicke Cuticula und den Zellwänden der Epidermis einzwängen und von hier aus die Zellwände auf ähnliche Weise, wie bei den Piroloideen angegeben, angreifen, nur daß hier keine Schnallen vorhanden sind, von denen die Infektion erfolgt, sondern die Hyphenzweige schwellen blasenartig an und wachsen zwischen die Zellwände hinein, wobei ihnen die Substanz der Mittellamelle zuerst zum Opfer fällt, dann die der Zellwände, so daß die Zwischenräume der Zellen mit Hyphen vollständig ausgefüllt erscheinen. Die ansehnliche Anzahl der 1,6 μ großen Kerne der Hyphenzellen legt Zeugnis ab von der lebhaften Teilungstätigkeit derselben. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Piroloideen erfolgt eine Infizierung der der subepidermalen Zellschicht anliegenden Zellwände nicht, wie auch erstere hier ebenfalls unangetastet bleibt. Die zwischen Epidermis und Cuticula eingewanderten Hyphen, welche schließlich die äußere Zellwand vollständig ersetzen, so daß der Zellinhalt, welcher meist aus einer einzigen großen Vakuole besteht, die die Zelle bis auf einen kleinen Rand vollständig ausfüllt und deren plasmatische Oberfläche widerstandsfähig, aber zum Teil noch elastisch ist, und direkt mit dem Hyphengeflecht in Berührung steht, treiben auch Fortsätze in diese Vakuolen hinein, deren Wand sich anfangs miteinbiegt, schließlich durchbohrt oder zerrissen wird, und wachsen auf den meist in der Mitte an der Rückwand liegenden Kern zu, wobei sie sich diesem etwas anlegen, ihn jedoch nie vollständig umkleidend oder gar durchwachsend. Der Kern erfährt dabei keine nennenswerte Formveränderung, höchstens streckt er sich etwas in die Länge. Ab und zu erfolgt bei dieser Innen-infektion ein Zerreißen der ganzen Vakuole, deren Inhalt nach Peklo gerbstoffhaltiger Natur ist, durch stärkeres Anschwellen der Hyphenzweige, welche sich manchmal auch zu Blasen entwickeln. Oft legen sich die Hyphen aber auch nur seitlich außen an der Vakuolenwand an, oder man bemerkt mitunter auf Längs-

oder Querschnitten durch die Vakuole einen einzigen Hyphenfaden normaler Dicke hindurchziehend. Niemals kommt es aber zu einer Anlage eines Knäuels oder zu einer solchen von Verzweigungen im Vakuoleninnern.

## Die Bedeutung der Mykorrhiza.

Soweit die vorliegenden Untersuchungen, die sich hinsichtlich der Pirolaceen ausschließlich auf Feststellung der Infizierungsverhältnisse, einige wenige Kulturversuche und Beobachtungen in der Natur beschränkten, eine physiologische Deutung derselben zulassen, scheint einzig und allein bei der zuletzt beschriebenen *Monotropa* ein Stoffaustauschwechsel zwischen Pflanze und Pilz ersichtlich zu sein. Zuerst legt sich der Pilzmantel an auf Kosten der Inhaltsstoffe der Epidermiszellen, deren Cuticula und Zellwand dann durch das Hyphengeflecht ersetzt wird, wobei der Kern vollständig erhalten bleibt und die in das Substrat weit hineinreichenden, weitlumigen Hyphen wie Wurzelhaare wirken dürften, dadurch eine direkte Verbindung zwischen Wurzel und Boden herstellend. Dies gilt besonders für Exemplare, die im typisch humösen Boden gedeihen, deren Wurzeln vollständig mit Pilzhyphen umkleidet sind, und in ihrem Wachstum dadurch etwas verzögert werden, aber infolge der in humösem Boden eintretenden reichlicheren Anlage von Seitenwurzeln, die jedoch nie über eine gewisse Länge hinausgehen, einen Ersatz hierfür sich schafft, daher das Wurzelsystem einer „humösen" *Monotropa*, ein viel dichteres Gewirr von kürzeren Wurzeln darstellt als das von Exemplaren, die im sandigen oder gar lehmigen Untergrund gedeihen, bei denen die Mikorrhiza dann entweder nur zurücktritt, oder in letzterem Falle mitunter gänzlich ausbleibt, was bereits von Peklo und Andres erwähnt wurde. Als typisch humöse Pflanze gilt sie daher schon lange nicht mehr, auch nicht als obligat mykotroph. Damit ergibt sich die Entbehrlichkeit des Pilzes von selbst. Auch in unserem Falle hatten wir es mit Exemplaren zu tun, deren Wurzelspitzen steril waren. Hinsichtlich der Ausbildung der Wurzelsysteme ein analoges Verhalten zeigen auch die Piroloideen und hiervon besonders die *P. rotund.* Bei dieser sehen wir das Bild des obligaten und fakultativen Mykotrophismus an einer Pflanze. Das Rhizom, das sich auf weite Gebiete erstreckt, gelang in oben geschildertem Standort, der Steinlawine, bald zwischen Steinen, dann wieder unter Fichten- und Weidengebüsch, wo es auch viel mehr Humus vorfindet. Im 1. Falle sind die Wurzelsysteme dünn und lang; Pilzmäntel werden an denselben überhaupt nicht angelegt, die Epidermiszellen sind nur zerstreut infiziert; in letzterem Falle ein dichtes Wurzelsystem mit vielen kurzen Saugwürzelchen, mitunter ganz umsponnen von Hyphen und von sehr kurzer Lebensdauer. Aus den Beobachtungen an den Präparaten allein geht schon der anfangs harmlose parasitöre Charakter des Pilzes hervor, um schließlich doch zum lokalen Sieger zu werden. Das

Rhizom ist im Besitze unzähliger, reduzierter Wurzelanlagen und Zweige, die sofort nach Bedarf auswachsen können, wenn eines der Wurzelsysteme für die Ernährung ausgeschaltet wird. An den Knöllchensystemen verläßt der Pilz, der sich zwischen Epidermis und Subepidermis ausbreitet, die Wurzel nicht mehr, er beraubt die Epidermiszellen ihres Inhaltes, stellt auch die Lebensfähigkeit der Kerne ein und wächst von innen heraus um die Wurzel herum in einem dichten Mantel, der mit dem Substrat in keinen Hyphenverbindungen steht, also nur auf Kosten des Zellinhaltes lebt. Die Anlage der Saugwürzelchen ist eine Folge reichlicheren Nährstoffvorrates in bestimmten Bodenarealen; sie sind dann die Ursache zur Entwicklung des Pilzmantels und der dadurch völligen Unterdrückung derjenigen des betreffenden Wurzelsystems, welches dann abstirbt.

Bei *P. minor* liegen die Verhältnisse ähnlich.

Die eingangs erwähnte *P. secunda* auf sandigem Waldboden erwies sich hinsichtlich des Habitus ihrer Sprosse als wesentlich im Vorteil gegenüber der auf bergigem, aber sehr humösen Waldgrunde gedeihenden. Die Bodenverhältnisse des durch die Rhizome beherrschten Areals waren in beiden Verhältnissen ziemlich einheitlich, nicht so wechselnd als bei *P. rot.* erwähnt wurde. Die Verpilzung des sandigen Waldbodens war abhängig vom Wetter; während längerer Trockenheit trat sie zurück; die Wurzelsysteme der betreffenden Exemplare waren kräftig, gleichmäßig und wenig verpilzt, diejenigen des anderen Bodens hatten große, mit Pilzhyphen vollgestopfte Epidermiszellen, waren aber wesentlich dünner. Ein Pilzmantel zeigte sich jedoch hier nicht; dafür dürfte das schwächliche Aussehen der betreffenden Exemplare im Zusammenhang mit der intensiven intrazellularen Verpilzung stehen.

Auch *P. uniflora* bevorzugt eine gewisse Bodenbeschaffenheit. Gewöhnlich sind es nur wenige Exemplare, die man auf einer Stelle im Walde findet, meist am Grunde von Fichtenstämmen, und ist der Wald feucht und daher viel Moos, sowie Humus vorhanden, so verlieren sie sich selten in letztere. Es mußte daher direkt auffallen, wenn sie, wie es an einem Standort bei Starnberg der Fall war, in vielen 100. von Exemplaren auftritt. Es ist dies ein kleines Fichtenwäldchen, dessen Boden bedeckt war mit einer starken Lage der alljährlich abfallenden Nadeln. Der Untergrund war Sand. Beide Schichten, Nadel wie Sand, trockneten nach längerer Regenpause stark aus, Moos konnte daher nicht aufkommen und auch sonst war die Vegetation sehr spärlich. Nur die massenhaft auftretenden *P. uniflora*-Sprosse verrieten, daß ihnen der Boden wohl zusagte. Im Sommer nach warmem Regen legten sie saftige, lange Ausläufer an, die beinahe horizontal der Oberfläche des Sanduntergrundes verliefen, also anscheinend sehr luftliebend waren, da die darüberliegende Nadel-

decke ihnen Sauerstoff genügend zutreten ließ. Das Wachstum fördernde ist aber ein verdünnter Aus-ig, hergestellt durch Beregnen der Nadeldecke, mit welcher r darunter liegende Sand sich vollsaugt und der sowohl Stickstoff- wie Kohlenstoffverbindungen enthält, nicht Pilzhyphen, die sich erst im feuchten Spätherbst einstellen, und dann wohl das Wurzelsystem zu infizieren in der Lage sind. Auf Grund dieser Beobachtung bereitete ich auch meine Nährlösungen zu den am Schlusse zu erörternden Keimversuchen, die den erhofften Erfolg zeitigten und meiner obigen Annahme Bestätigung verliehen.

Wie sehr das Gedeihen dieser Waldpflanzen von äußeren Einflüssen abhängig ist, das bewies das Verhalten der *P. uniflora* auf erwähntem Standorte, dessen Fichtenbestand durch Fällen von Bäumen bedeutend gelichtet wurde. Im gleichen Jahre stellte sich an den Blättern ein Schmarotzerpilz ein, die *Chrysomyxa piroli*, der binnen kurzer Zeit die Lebensfähigkeit der Pflanzen in Frage stellte. Heute ist die Pflanze dort beinahe ausgestorben; neben dem alljährlichen Nadelfall, der zum Teil ausblieb, mag selbstverständlich wohl auch vermehrte Lichtzufuhr ungünstig eingewirkt und die Pflanzen empfänglicher für Schädlinge gemacht haben. Im typischen Waldhumus ist ihr Auftreten spärlich, und wenn sie da intensiver verpilzt erscheinen, braucht man deshalb nicht zu folgern, daß sie des Pilzes bedürftig, sondern das günstige Wachstum auf Boden, wo die Verpilzung zurücktritt, würde eher auf eine Schädigung durch den Pilz schließen lassen. Diesen Verhältnissen muß daher bei der Kultur der Pirolaceen Rechnung getragen werden. Sie gehen nicht deshalb ein, weil der Pilz, dem auch natürlich die gewohnten Bedingungen zur Weiterentwicklung fehlen, verschwindet, sondern hauptsächlich, weil die Pflanze selbst die ihr zusagende Nährsalzzusammensetzung vermißt. Ich habe schon seit langem den anläßlich der Beschreibung der mykotrophen Verhältnisse bei *P. uniflora* erwähnten Sproß derselben in steriler Kultur und gebe demselben als Nährlösung einen stark nach Harz riechenden, sterilen Auszug seines Standortbodens, wobei er sichtbar gedeiht, und zwar ohne Pilze. Jedenfalls sind es Zersetzungsprodukte der den Terpenen angehörigen Kohlenwasserstoffe, welche hier in Frage kommen.

Für die engeren Ericaceen bedeutet der Pilz ebenfalls für die Ernährung nichts. Auch hier ist er nur, wenn auch harmloser Schmarotzer, der bei der ungeheuren Anzahl feiner Wurzeln, die die Pflanzen entwickeln, keine Schädigung bedeutet. Die Leichtigkeit, aus Stecklingen und Samen steril bleibende Pflanzen zu ziehen, spricht für diese Annahme.

Auch in der Familie der Ericaceen gibt es Vertreter, deren Wurzeln knöllchenartige oder koralloide Verzweigungen entwickeln und diese dann mit Pilzmantel versehen sind, wie es bei *Arctostaphylos uva ursi* der Fall ist. Wie bei *P. rot.* wird auch

bei dieser derselbe durch Weiterwachsen des Interzellularmyzels angelegt, ebenso sind auch die Infizierungsverhältnisse dieselben; das Zellinnere wird gleichfalls von der Rückwand aus infiziert. Der Entwicklung dieses ektotrophen Pilzmantels liegt die nämliche Ursache zugrunde, als bei *P. rot.* angegeben wurde, und dürfte diese Tatsache sich auch auf alle anderen nicht in diese Abhandlung einschlagenden Fälle ausdehnen lassen. Die systematische Stellung der betreffenden Pilze, denen die die Mykorrhiza erzeugenden Hyphen angehören, spielt dabei keine Rolle, denn bei *Arctostaphylos* haben wir offenbar eine ganz andere Pilzspezies vor uns, deren Hyphen schnallenlos und weitlumiger sind, außerdem dickere Wände besitzen.

## Die Keimung.

Die Pirolaceen haben große biologische Analogien mit den Orchideen, mit welchen sie auf denselben Standorten vorkommen. Die Ähnlichkeit äußert sich einmal, abgesehen von den prächtigen Infloreszenzen, deren porzellanartige, weiße Blüten an manche Orchideen erinnern, durch die Kleinheit ihrer Samen, den reduzierten Embryonen, die Befruchtungsvorgänge, besonders die vermutliche Abhängigkeit der Keimung der Samen von der Infektion durch Pilze und dadurch ihre weitgehendste Anpassung an die bezüglichen Bodenverhältnisse, daraus resultierend ihr schweres Vorkommen in künstlicher Kultur. Ihre Keimungsgeschichte, speziell des jüngsten Stadiums, war bis heute unbekannt; die seltenen Funde von Keimlingen, wie solche Velenovsky geglückt sind, brachten nicht viel Licht in das Dunkel derselben, weil wichtige Zwischenglieder fehlten. Es ist dies ein Beweis, daß die Samen auch in der Natur schwer keimen, weshalb das Suchen nach Keimlingen eine sehr zeitraubende Sache ist, aus welchem Grunde ich mich entschloß, den Weg der Keimungsversuche zu beschreiten.

Von sämtlichen mir erreichbaren *Pirola*-Arten erschienen die Samen von *P. rot.* hierzu am geeignetsten, weil sich auf Grund von Messungen, die ich an solchen vornahm, und die sich sowohl auf die Größenverhältnisse der Samenschalen, wie des Samens selbst, wie auch auf die Anzahl der Zellen des Endosperms und des Embryos erstreckten, zu dem Ergebnis gelangte, daß sie die kräftigst gebauten waren, speziell was das Zellenanzahlverhältnis anbelangte. Dann war noch maßgebend die scheinbare Anspruchslosigkeit der *P. rot.* in bezug auf den Boden, außerdem die große Anzahl von Exemplaren, die mir auf einem Orte allein zugänglich waren, weil zu den Kulturversuchen eine große Menge von Samen benötigt wurde.

Von den aus den reifen Kapseln geklopften Samen kamen kleine Mengen trocken, teils auf mit Nährlösung getränktem weißen Filtrierpapier, womit der Boden von $5^1/_2$ cm hohen und 8 cm weiten Glasdosen mit übergreifendem Deckel belegt war,

teils wurden sie in der betreffenden Nährlösung eingeweicht, was längere Zeit in Anspruch nahm, da die Samen viel Luft in den Maschen ihres Samenschalennetzes führten und die Benetzbarkeit erst in 4 Tagen eintrat, und dann erst auf Filtrierpapier ausgegossen.

Die Nährlösungen teilte ich in Kohlenstoff- und Stickstoffquellen ein. Als Kohlenstoffquellen dienten Stärkelösungen in verschiedenen schwächeren Konzentrationen, dann einige Zuckerlösungen, hauptsächlich Dextrose, außerdem Benzoesäure, das als Reizstoff wirken sollte. Von Stickstoffquellen gelangten zur Anwendung Pepton, Asparagin, Kaliumnitrat und Ammoniumphosphat. Es wurden auch Kulturen mit Mischungen beider Quellen, dann mit Gemisch von letzteren mit Knoppscher Nährlösung angelegt. Da das Samenendosperm größtenteils aus Fett und wenig Eiweiß bestand, versuchte ich es mit Beigaben von Lipase, Trypsin und anderen ähnlichen Enzymen.

Von sämtlichen angeführten Stoffen rettete ich für meine folgenden Versuche das Pepton Witte, welches ich auf Anregung Goebels in die Reihe der Stickstoffquellen aufnahm, es war für die künftigen Kulturversuche von ausschlaggebender Bedeutung. Nicht gerade, daß direkt dadurch eine Keimungsanregung erfolgte, obwohl es nach Pfeffer nicht unmöglich ist, daß dasselbe, wenn auch nicht als Pepton, sondern in abgebauter Form, die Zellhaut und das Plasma passiert, sondern indirekt, vermöge seiner kolloidalen Eigenschaft, welche ein sofortiges Untersinken der Samen zur Folge hatte, weil das kolloidale Häutchen, welches die Peptonlösung auf die Samen niederschlägt, die Luft aus den Maschen momentan entfernt und dadurch ein Zutritt der Lösung zu den Zellen schnellstens erfolgen kann.

Nachdem die künstlichen Nährlösungen keinen Erfolg zeitigten, weshalb die Anführung der einzelnen Versuche unterbleibt, ging ich zu natürlichen über.

Da der Standort von *P. rot.* zu entlegen war, holte ich mir von dem schon erwähnten Standort der *P. uniflora* bei Starnberg das Material zu den Lösungen und bereitete letztere durch Ausziehen und Auskochen der Nadelhumusschicht mit etwas des sandigen Untergrundes, und zwar verwendete ich anfangs ganz schwache Konzentrationen, welche dann zu gleichen Teilen mit einer Peptonlösung vermischt wurde. In solche Mischungen wurden dann die Samen eingeweicht, die auch alsbald untersanken. Hierauf wurde mittelst einer Pipette der größte Teil der über den Samen stehenden Flüssigkeit abgesaugt, der Rest aufgeschüttelt und in eine der oben erwähnten Glasdosen auf Filtrierpapier ausgebreitet und stets mit schwachem Standortbodenauszug feucht gehalten. Nach Verlauf von 5 Monaten konnte ich mit Genugtuung konstatieren, daß ein kleiner Teil der Samen keimte, d. h. die Samenschale war noch nicht gesprengt, und man mußte bei der Kleinheit der Samen natürlich das Mikroskop

zu Hilfe nehmen, womit man dann im Innern der Samenschale den auswachsenden Embryo, der die Form eines Kreisels hatte, wahrnehmen konnte. Hiermit war die Richtung des einzuschlagenden Weges gegeben. Durch fortgesetzte zahlreiche Kulturversuche, deren Anführung und Beschreibung den Rahmen dieser Abhandlung zu sehr überschreiten würde, gelang es, die Zahl der Keimlinge bis über $^3/_4$ der Samen zu erhöhen, dann das bis jetzt noch längste Stadium, das Sprengen der Samenschale, zu erreichen.

Die besten Ergebnisse erzielten:

1. starke Konzentration des Bodenauszuges;
2. Beigabe von Peptonlösung;
3. Aussäen auf Humus vom Standortboden; auf sterilisiertem Boden keimte überhaupt nichts an;
4. Dunkelhaltung der Kulturen;
5. mäßige Feuchtigkeit.

Aus diesen Punkten lassen sich verschiedene Schlußfolgerungen ziehen, und zwar aus der hohen Konzentration des Bodenauszuges, der starken Geruch nach Harz hatte, daß es Kohlenstoffverbindungen sind, die im Vereine mit Pepton die Keimung auslösten, wahrscheinlich durch chemische Reizwirkung; das würde auch verständlich machen, daß auf sterilisierten Böden nichts gekeimt hat. Es steht damit durchaus nicht im Widerspruch, daß die Keimung auf Filtrierpapier wohl erfolgen kann, weil hier dasselbe mit der Bodenauszuglösung getränkt ist, während auf sterilisiertem Humus die Lösung sofort eingesaugt wird vom Boden, weshalb die Samen mit ihr fast gar nicht in Berührung kommen. Auf Filtrierpapier kommen sie auch über das Kreiselstadium nicht hinaus. Parallelversuche mit Bodenauszügen allein, Peptonlösungen allein und mit Gemischen von beiden ergab zwar eine schwache Keimung bei Peptonlösung, eine stärkere bei Bodenauszügen, aber das günstigste Resultat wurde mit einem Gemisch beider erzielt. Weitere Parallelversuche stelten die Pirolaceensamen als Dunkelkeimer fest.

## Samenbiologie und Keimungsgeschichte.

Die Samen von *P. rot.* entstehen in einer fachspaltigen, grauen bis braunen Kapsel von kreisrunder Form, deren Fächer bei der im reifen Zustande nickenden Frucht an der Oberseite aufspringen und die Samen dem Winde überläßt; bei feuchtem Wetter schließen sie sich wieder, da die Karpellwände hygroskopisch sind. Der Samen, einschließlich der Testa, hat eine durchschnittliche Länge von 0,6—0,8 mm und eine Dicke von 0,1—0,2 mm, länger und dünner sind die von *P. uniflora*, kürzere Samenschalen besitzen *P. secunda* und *minor*. Der eigentliche Same befindet sich in der Mitte der als Flugorgan funktionierenden Testa in Form eines eiförmigen bis rundlichen Körpers von 133 $\mu$ Länge und 99 $\mu$ Breite. Die Testa der Pirolaceensamen ist ähnlich denen der Orchideen gebaut; die Wände der Epidermiszellen

wölben sich an den Stellen, wo sie zusammenstoßen, etwas empor, wodurch eine netzartige Oberfläche zustande kommt, deren Maschen die Luft mit großer Zähigkeit festhalten; daher die früher schon erwähnte schwere Benetzbarkeit. Diese ist jedoch bei den terrestrischen Orchideen ca. 3 mal größer nach der von Burgeff aufgestellten Tabelle. Die Pirolaceensamen sind auf die Windverbreitung und eventuell auf die durch Wasser angewiesen.

Der eigentliche Same wird gebildet aus Embryo und Endospermkörper, welch letzterer sich aus 40—50 Zellen von polyedrischer Gestalt zusammensetzt und den Embryo in Form eines Sackes umgibt, dessen Wand 1 zellig und dessen Boden, d. h. am Scheitelpol, jedoch aus 2 Zellreihen besteht. Der Embryo, der keine Gliederung in Sproß und Wurzel aufweist, besitzt ungefähr 30 Zellen, von denen 6 am Scheitelpol sehr groß sind, die übrigen gegen den Suspensorpol zu an Größe abnehmen. Fig. 1 zeigt den Längsschnitt durch einen ungekeimten Samen. Zwischen Embroy und Endosperm besteht am Scheitelpol ein Hohlraum. Die Hypophyse des Suspensors mit einem kurzen Stück des letzteren sitzt dem Embryo noch auf und dient offenbar als Aufsaugeorgan, denn die Zellteilung bei der Keimung setzt in der Scheitelzelle ein, worauf sich dann die wandständigen Zellen teilen und das Dermatogen ausbilden. Die großen Scheitelpolzellen beteiligen sich am Wachstum nicht; sie bleiben steril und ihr Inhalt wird zum Aufbau des Teilungsgewebes verwendet. Die Dermatogenzellen vergrößern sich durch bloße Volumzunahme sehr rasch, besonders wenn der teilungsfähige Teil des Embryos aus den Endospermkörper hervorgetreten ist; sie beginnt, bei den dem Endosperm anliegenden Zellen zuerst, wodurch die merkwürdige Kreiselform (Fig. 2 Längsschnitt, 2 a isolierter Keimling) entsteht. Die in der Mitte des Embryos befindlichen Zellen erleiden eine Längsstreckung und stellen die Voranlagen zum Plerom dar; behandelt man in diesem Stadium einen Längsschnitt mit Jodjodkalium, so läßt sich in diesen Zellen die Bildung von Stärke nachweisen. An gefärbten Längsschnitten, wie Fig. 2 einen darstellt, erkennt man auch die bereits ihrem Ende zuneigende Entleerung der Fett und Eiweiß enthaltenden Endosperm- und Scheitelpolzellen. Während die Teilung an der Spitze des Embryos fortschreitet, vergrößert sich ein Zellring des Dermatogens um den andern jetzt rascher und geht die Kreiselform allmählich in eine walzenartige über, dadurch immer mehr Ähnlichkeit mit einem Sproß oder einer Wurzel annehmend. Fig. 3. Die Zellen des Endosperms und des Scheitelpols sind nunmehr vollständig leer; trotzdem wächst der Embryo noch fort; durch Teilung der oberen Dermatogenzellen entsteht eine aus 2 Zellreihen bestehende Wurzelhaube; die Anlage des Pleroms ist fertig und die Bildung einiger Gefäßzellen konnte bereits festgestellt werden (Fig. 4). In diesem Stadium hat der Keimling entweder die Testa gesprengt, wie Fig. 5 zeigt, oder er schlüpft aus derselben heraus. Der Längsschnitt eines solchen Keimlings erinnert in allen seinen Teilen, von den voluminösen Epidermiszellen mit den großen Kernen

angefangen bis zu dem weit an die Spitze heranreichenden Plerom und der reduzierten Wurzelhaube, an junge, eben aus der Wurzel hervorbrechende Knöllchen.

Die Keimung erfolgt unabhängig von der Mitwirkung eines Pilzes, ein solcher konnte nie beobachtet werden, weil ihm die Bedingungen zu seiner Existenz fehlten, anfangs auf Kosten der Reservestoffe aus Endosperm- und Scheitelpolzellen, später offenbar durch Aufnahme von Nährlösung von seiten der großen Epidermiszellen.

In einigen Kulturen stellten die Keimlinge in dem zuletzt erwähnten Stadium das Wachstum ein, wahrscheinlich infolge der versuchsweisen Beigabe von verschiedenen anderen Nährlösungen, welche eine Forcierung des Wachstums bezwecken sollten, in anderen wurden die frischen lebenskräftigen Keimlinge ein Opfer von Würmern, weil sich die Feuchtigkeitsverhältnisse in den Kulturdosen ungemein schwer richtig regulieren lassen.

Es wird noch mancher Versuche bedürfen, um das Ziel, d. i. die Bekanntmachung der vollständigen Entwicklungsgeschichte bis zum grünen Sproß, zu erreichen, was, auf Grund der bis jetzt gemachten Erfahrungen, als keine Unmöglichkeit mehr erscheint. Es soll dies der Inhalt einer nächsten Arbeit sein.

## Ergebnisse.

1. Die Mykorrhiza bei *Erica carnea* und *Calluna vulgaris* wird durch Bodenpilze hervorgerufen. Stecklingswurzeln bleiben in sterilem Boden steril, in nicht sterilem werden sie typisch infiziert. Sterilisierte wie nicht sterilisierte Samen beider Gattungen ergeben in wirklich sterilem Boden pilzfreies Wurzelsystem; in nicht sterilem Boden weist letzteres alsbald Mykorrhizabildung auf.

2. Sowohl von *Erica* wie von *Calluna* gelingt es leicht, dauernd steril bleibende Pflänzchen zu kultivieren. Ein Unterschied im Wachstum gegenüber nicht sterilen ist nicht zu verzeichnen; der Pilz ist für das Gedeihen belanglos und muß als harmloser Parasit bezeichnet werden.

3. In der freien Natur sind beide fakultiv mykotroph. An trockenen, nicht humösen Standorten fehlt der Pilz vollständig.

4. Der Mykorrhizapilz beider Gattungen läßt sich auf den beschriebenen Nährböden leicht isolieren, bildet jedoch nur steriles Myzel, das aber an sterilen Wurzeln binnen kurzer Zeit typische Verpilzung erzeugt.

5. Ektotrophe Verpilzung kommt unter den Ericaceen nur bei solchen Gattungen vor, die wie *Arctostaphilos uva ursi* in humösen Böden eine koralloide Wurzelausbildung erfahren; der Pilzmantel ist die Folge der letzteren und lebt auf Kosten der Epidermiszellen.

6. Bei den Piroloideen geht die Verpilzung ebenfalls vom Boden aus; die Infektion erfolgt aber nicht, wie bei *Erica* und *Calluna* durch Durchbohren der äußeren Epidermiszellwand, sondern es wird erst ein Interzellularmyzel ausgebildet und von diesem aus geschieht die Infektion der Epidermiszellen von der Rückwand her.

7. Die Mykorrhiza aller Piroloideen wird offenbar von einem einheitlichen Pilze hervorgerufen, dessen Hyphen Schnallen besitzen, die in der Nähe der Epidermiszellen auswachsen und zwischen denselben sich haustorienartig verbreiten, der subepidermalen Zellschicht zu, welcher entlang, ohne dieselben anzugreifen, sie wieder gewöhnliche Hyphenformen annehmen, mit vielen Querwänden und wenigen Schnallen, die ebenfalls zwecks Infektion der Epidermiszellen auswachsen, weshalb im Zellinnern selbst Schnallen nicht zu beobachten sind.

8. Ektotrophe Verpilzung weisen nur jene Arten auf, deren unterirdischer Teil in Rhizom und Wurzeln differenziert ist, und auch dann nur, auf Stellen von sehr humöser Bodenbeschaffenheit, welche eine reichliche Verzweigung der Wurzeln zur Folge hat. Solche Pilzmäntel entstehen durch Heraus- bzw. Weiterwachsen des Interzellularmyzels erst dann, wenn die Epidermiszellen voll von Hyphen sind, und besitzen auch keinerlei Verbindungen mit dem Substrate, sondern weisen eine glatte Oberfläche auf. Mit der vollständigen Umhüllung der jüngsten Seitenwürzelchen, der sogenannten Saugwurzeln, hört deren Funktion als solche auf und sie sterben ab. Der Pilz ist also auch hier ein anfangs harmloser Parasit, der aber unter für ihn besonders günstigen Umständen zum Sieger über das betreffende Wurzelsystem wird.

9. Ein Schaden erwächst für die Pflanze hierdurch nicht, da dieselbe an Stelle eines für die Ernährung ausgeschalteten Wurzelsystems eine der zahlreichen, am Rhizom befindlichen reduzierten Wurzelanlagen zur Entwicklung bringt.

10. Auch die Monotropoideen sind nur fakultativ mykotroph, wie die Piroloideen, doch könnte man bei ersteren, da ihre unterirdischen vegetativen Organe keine so große Ausdehnung erfahren, eher annehmen, daß der Pilzmantel, der hier viel lockerer Natur ist und die Epidermiszellwand ersetzt, außerdem durch zahlreiche weitlumige Hyphen mit dem Substrate in Berührung steht, die Funktion eines Aufsauge- und Übermittlungsorgans für Nährstoffe ausübt. Da in humösem Boden auch die Monotropoideen reicher verzweigte Wurzelsysteme besitzen, infolge Vorhandenseins großer Mengen von Nährstoffen, wäre der Pilz hier wohl überflüssig und erschiene seine Funktion als Stoffübermittler bei den in nicht humösem Boden gedeihenden Exemplaren eher am Platze.

11. Der Same von *Pirola rotundifolia,* deren Wurzelsysteme an gewissen Stellen des Standortes am ausgeprägtesten verpilzt sind, keimt ohne Mitwirkung eines Pilzes und dürfte dieses auch

von den Samen der übrigen verwandten Arten anzunehmen sein, um so mehr, als ja sonst auf nicht humösen Böden, die wenig oder gar keine Pilzvegetation beherbergen, sie sich nicht entwickeln könnten.

12. Die Entwicklung der Keimlinge ist von einer großen Zahl anderer äußerer Faktoren abhängig, die in den betreffenden Standortsverhältnissen gegeben sind und sich in der künstlichen Kultur nur schwer realisieren lassen; daher ihre schwierige Aufzucht.

Botanisches Institut München-Nymphenburg, den 1. Februar 1920.

---

## Zitierte Literatur.

Andres, Heinr., Die Pirolaceen d. rheinischen Schiefergebirges, d. angrenz. Tiefländer d. Rheines u. d. Mainzer Beckens. (Verhandl. d. Naturw. Ver. d. Rheinland. Jahrg. 66. 1909.)

Bernard, N., Symbiose d'Orchidées et de divers champignons endophites. (Compt. Rend. Acad. Paris. T. 107.)

Burgeff, H., Die Wurzelpilze d. Orchideen. Jena 1909.

Drude, O., Zur Biologie d. Monotropa Hyp. L. u. Neottia nidus avis. Göttingen 1873.

Frank, A. B., Über die auf Verdauung v. Pilzen abzielende Symbiose etc. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 9.)

Fuchs, J., Über die Beziehungen v. Agaricineen u. anderen humusbewohnenden Pilzen zur Mykorrhizenbildung d. Waldbäume. (Bibl. Botan. 1911.)

Goebel, K., Einleitung in die experiment. Morphologie d. Pflanzen. Leipzig 1908.

Höveler, W., Über die Verwertung d. Humus bei der Ernährung d. clorophyllführenden Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 24. 1892.)

Kamienski, Fr., Die Vegetationsorgane v. Monotropa hyp. L. (Bot. Zeitg. Jahrg. 39. Nr. 29.)

Kinzel, W., Frost u. Licht als beeinflussende Kräfte der Samenkeimung. Stuttgart (E. Ulmer) 1912.

Kramař, Studie über die Mykorrhiza v. Pirola rotund. (Bull. Acad. d. Se. de Bohême. 1899.)

Löw, O., Die chem. Energie d. lebend. Zelle. Stuttgart 1906.

Magnus, W., Studien über die Mykorrhiza von Neottia Nidus avis L. [Dissert.] Leipzig 1900.

Möller, A., Untersuchungen über ein u. zweijähr. Kiefern im märk. Sande. (Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. Jahrg. 35. 1903. H. 5.)

Neger, F. W., Experiment. Untersuchungen üb. Rußtaupilze. (Flora. N. F. Bd. 10. H. 1/2.)

Pèklo, J., Epiphytische Mykorrhizen. I. Monotropa Hyp. (Bull. d. l'Ac. d. Se. d. Bohême. 1908.)

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. T. 1. Leipzig 1897.

Rhyner, Ch., The Ecology of Calluna vulg. (The Phytologist. Vol. ??.)

Sarauw, M. G., Sur les Mycorrhizes des arbres forestiers. (Refer. Bot. Centralbl. 1904.)

Solms-Laubach, Graf zu, Bau u. Entwicklung d. Ernährungsorgane parasit. Phanerogamen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1868.)

Stahl, E., Der Sinn d. Mykorrhizenbildung. (Jahrb. f. wissensch. Bot. 34. 4.)

Ternetz, Ch., Über die Assimilation d. atmosph. Stickstoffes durch Pilze (Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 44.)

---

## Erklärung der Tafel.

Keimung der Samen von *Pirola rotundifolia*.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen ungekeimten Samen.

„ 2. Längsschnitt durch einen Keimling samt Endosperm; die Zellen des letzteren entleeren sich allmählich, ebenso diejenigen des Scheitelpoles. Der Keimling ist um $^3/_4$ seiner Länge gewachsen, aus dem Endospermkörper herausgetreten u. zeigt die Kreiselform.

„ 2 a. Durch Herausdrücken isolierter Keimlinge im gleichen Stadium, jedoch stärker vergrößert.

„ 3. Längsschnitt durch einen Keimling, der bereits walzenartige Form aufweist. Beginn der Wurzelhaubenbildung. Scheitelpolzellen, sowie die des Endosperms sind vollkommen leer.

„ 4. Längsschnitt durch ein älteres Stadium mit Wurzelhaube u. der Anlage des Pleroms.

„ 5. Habitusbild eines Keimlings, der die Samenschale gesprengt hat.

---

Die photographischen Aufnahmen dieser Abhandlung übernahm der Präparator des botanischen Institutes in Nymphenburg-München, Herr Hörger, welchem für seine Bemühungen mein Dank gebührt. Die mikrophotographischen Abbildungen wurden nach von mir hergestellten 8—10 $\mu$ dicken und mittelst Haidenhain-Hämatoxylinverfahren gefärbten Mikrotomschnitten verfertigt.

# Goethes Physiologische Erklärung der Pflanzenmetamorphose als moderne Hypothese von dem Einfluß der Ernährung auf Entwicklung und Gestaltung der Pflanze.[1]

Von

**Dr. Georg Lakon,**

Privatdozent an der Techn. Hochschule Stuttgart.

---

Goethes „Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären“[2]) hat in der Wissenschaft — obwohl er vielfach zum Gegenstand von eingehenden Erörterungen geworden — nicht die gebührende Würdigung gefunden. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, die Schicksale dieses Werkes darzulegen, um so mehr als dies zuletzt durch Adolf Hansen[3]) in erschöpfender Weise geschehen ist; ich möchte nur kurz darauf hinweisen, daß diese Geringschätzung auf mangelndes Verständnis seitens der Gelehrtenwelt jener Zeit zurückzuführen ist. Sobald man sich auf Grund der Literatur auf das Niveau der wissenschaftlichen Botanik gegen Ende des achtzehnten Jahrhunderts stellt, versteht man das vollständig. Das Verhängnisvolle war aber nicht, daß man die Gedanken Goethes nicht verstanden, sondern, daß man sie mißverstanden hat. Als mit der fortschreitenden Entwicklung der botanischen Wissenschaft der Boden zu einer gerechten Würdigung dieser Gedanken geebnet wurde, stand das Werk bereits in schlechtem Ruf, und dem Botaniker von Beruf schien es bei der immer enger gewordenen Spezialisierung geradezu unwürdig, das „dilettantische“ Produkt eines „Dichters“ zum Gegenstand ernsthafter wissenschaftlicher Erwägung zu machen. Das Original wurde nicht mehr gelesen, man orientierte sich über den Inhalt des Buches flüchtig aus den Werken, in welchen es

---

[1]) Antrittsrede, gehalten am 12. März 1919 in der Aula der Technischen Hochschule in Stuttgart.

[2]) Gotha (Carl Wilhelm Ettinger) 1790.

[3]) Goethes Metamorphose der Pflanzen. Geschichte einer botanischen Hypothese. Zwei Teile. Gießen (Alfr. Töpelmann) 1907.

besprochen wurde. Und heute, zur Zeit der literarischen Überproduktion, gehören die Botaniker, welche die Metamorphose Goethes aus dem Original kennen, zu den Seltenheiten, obwohl die dichterischen Schöpfungen Goethes jeder Gebildete zum mindesten einmal gelesen hat!

Es gebührt A. Hansen das Verdienst, als erster mit Nachdruck darauf hingewiesen zu haben[1]), daß zum richtigen Verständnis der Goetheschen Metamorphose eine scharfe Trennung der beiden miteinander verflochtenen Bestandteile erforderlich ist, nämlich der morphologischen Hypothese von der Metamorphose und des Versuches einer kausal-physiologischen Erklärung derselben. War der erste Teil, die morphologische Metamorphose, die heute in der Botanik unanfechtbar dasteht, zu jener Zeit an sich schon schwer verständlich, so war der zweite Teil, der eine physiologische Erklärung der Metamorphose anstrebt, geradezu geeignet, das Verständnis für das Ganze zu stören. Wenn heute, nach den gewaltigen Fortschritten der Biochemie, eine Beeinflussung der Entwicklung und Gestaltung der Pflanze durch die Ernährung von der Mehrzahl der Botaniker geleugnet wird, wie hätte man Ende des 18. Jahrhunderts, als die ersten Stimmen über die Kohlensäureassimilation kaum laut wurden, also zu einer Zeit, in welcher das wahre Wesen der Pflanzenernährung nicht einmal in seinen gröbsten Zügen erkannt war, solche Zusammenhänge überhaupt begreifen können? So setzte das „Metaphysische", „Überspannte" der Hypothese in den Augen der Botaniker das ganze Werk herab. Und ist heute jedem Botaniker die morphologische Metamorphose Goethes geläufig, so wissen nur wenige noch etwas von seinem kausalen Erklärungsversuch. So war ich überrascht, als ich bei sozusagen zufälliger Einsicht in das Goethesche Original, darin Gedanken fand, die auf einem Gebiet liegen, auf dem ich in den letzten Jahren selbst tätig bin, und die ich bis dahin als verhältnismäßig neuen Datums ansah! Bei der näheren Beschäftigung mit der Arbeit Goethes zog ich auch das oben zitierte Werk Hansens zu Rate und konnte daraus ersehen, daß bereits dieser Autor in richtiger Erkenntnis die Übereinstimmung der Goetheschen Gedanken mit heute im Vordergrund der Diskussion stehenden Theorien feststellte. Fiel indessen dieser bestimmte Hinweis auf fruchtbaren Boden? Ich glaube kaum! In einem Referat über Hansens Werk[2]) schreibt E. H. L. Krause — um seine Geringschätzung der wissenschaftlichen Leistung Goethes zu begründen, die er in dem Satze zusammenfaßt, daß Goethe „ohne Schaden für die Botaniker ein Prediger in der Wüste geblieben" war — unter anderem folgendes: „Was an seiner Lehre wirklich neu war, die Erklärung des Übergangs von der Blatt- zur Blütenbildung aus der mechanischen Tätigkeit der Spiralgefäße, und aus der chemischen Verfeinerung der Säfte, hat keinen bleibenden

[1]) a. a. O. S. 93.

[2]) Botanische Zeitung. Jahrg. 65. 1907. Abt. II. S. 374.

Wert.“ Ich glaube nicht, daß der genannte Referent in der Ansicht, daß an Goethes Metamorphosenlehre nur der Versuch einer kausalen Erklärung wirklich neu war, viele Glaubensgenossen besitzt, und diese eines besseren zu belehren würde es kaum gelingen, nachdem dies das Werk Hansens nicht vermocht hat. Aber die in dem obigen Satze zum Ausdruck gebrachte Ansicht, daß der Versuch einer biochemischen Erklärung keinen bleibenden Wert hat, zeigt, wie wenig man gelernt hat, diese Hypothese im Lichte der neuesten Forschung zu betrachten. Hansen hat dazu einen nur kurzen Hinweis gegeben, und die Forschung hat inzwischen gerade in dieser Richtung wichtige Fortschritte gemacht. So erschien es mir nicht überflüssig, den Versuch zu unternehmen, die physiologischen Gedanken Goethes auf Grund unserer heutigen Kenntnisse ins rechte Licht zu setzen und mit modernen Hypothesen zu vergleichen.

## I. Der Einfluß der Ernährung auf Entwicklung und Gestaltung der Pflanze nach modernen Anschauungen.

Ich will zunächst die modernen Hypothesen über den Einfluß der Ernährung auf die morphologische Ausbildung der Pflanze besprechen, um dann auf die Gedanken Goethes und das, was vor Goethe in dieser Frage in der Wissenschaft herrschte, zurückzukommen. Als Ausgangspunkt der neuen Epoche können wir Sachs' „Stoff und Form der Pflanzenorgane“[1]) nehmen, eine Arbeit, die nahezu ein Jahrhundert nach dem Erscheinen des Goetheschen Werkes geschrieben wurde. Auf welchem Standpunkt in der uns hier beschäftigenden Frage die Botanik zu jener Periode mächtigen Aufschwungs stand, geht aus den Worten hervor, mit welchen der große Pflanzenphysiologe seinen Aufsatz über Stoff und Form einleitet. Er schreibt[2]): „Ein fundamentaler Übelstand, an welchem die bisherige Morphologie leidet, liegt darin, daß sie die Formen der Pflanzenorgane ohne jede Rücksicht auf ihre materielle Beschaffenheit betrachtet; die Form eines Organs wie die einer ganzen Pflanze wird von ihr als etwas für sich Existierendes, unabhängig von jeder materiellen Grundlage angesehen. Daraus folgt aber ohne weiteres, daß die bisherige Morphologie nur mit begrifflichen Klassifikationen der organischen Formen sich beschäftigen kann; die kausale Auffassung der Formen ist bei diesem Standpunkt der Morphologie eo ipso ausgeschlossen, denn von Kausalität kann nur da die Rede sein, wo es sich um die Materie der Dinge, und nicht bloß um ihre abstrakte Form handelt, weil Materie und Kausalität im Grunde identische Begriffe sind. Soll also die Morphologie in die Reihe der echten Naturwissenschaften eingeführt werden,

---

[1]) Arbeiten des Botan. Instituts Würzburg. Bd. 2. 1882. S. 452—488. (I. Teil, ersch. 1880); S. 689—718 (II. Teil, ersch. 1882). Und: Sachs, Gesammelte Abhandlungen. Bd. II. 1893. S. 1159—1230.

[2]) Gesammelte Abhandlungen. l. c. S. 1159.

soll sie es versuchen, das Prinzip der Kausalität auch auf die Pflanzenformen anzuwenden, so ist der erste Schritt, der hier geschehen muß, die Berücksichtigung der materiellen Beschaffenheit der Organe, denn nur in dieser können die Ursachen ihrer Formen gesucht werden."

Nach diesen Feststellungen geht Sachs auf die Beziehungen zwischen Stoff und Form näher ein. Merkwürdigerweise ohne die Stellungnahme Goethes zu dieser Frage zu erwähnen[1]), weist er auf die vor der Ausbildung der seinerzeit geltenden formalen Morphologie herrschende „naive" Anschauung von den ursächlichen Beziehungen zwischen organischer Form und organisierbarer Materie hin, welche Anschauung in Duhamels Werk[2]) zum Ausdruck kommt und dahin geht, daß in der Pflanze zweierlei Stoffe enthalten sind, nämlich sproß- und wurzelbildende Stoffe. Legt man das darin enthaltene Prinzip weiteren Beobachtungen zugrunde, so gelangt man nach Sachs zunächst zu dem Schluß, „daß es sich nicht bloß um spezifisch wurzelbildende und spezifisch sproßbildende Stoffe handeln kann, daß wir vielmehr ebenso viele spezifische Bildungsstoffe werden annehmen müssen, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind".

Sachs wurde zu dieser Hypothese — worauf er selbst ausdrücklich hinweist[3]) — durch seine Beobachtungen über den Einfluß des Lichtes auf die Blütenbildung geführt. Im Jahre 1864 schrieb er[4]): „Es macht sich der merkwürdige Umstand geltend, ...... daß die belaubten Pflanzen im Finstern, obgleich sie eine sehr beschränkte oder gar keine Blütenbildung zeigen, dennoch fortfahren, vegetative Organe zu bilden, sie produzieren etiolierte Stammteile und Blätter, deren Masse gewiß hinreichen würde, einige neue Blüten hervorzubringen, wenn es eben nur auf die Masse der Bildungssubstanz und nicht auch auf ihre besondere Qualität ankäme. Es fehlt derartigen Pflanzen nicht an organischem Stoffe überhaupt, sondern speziell an den Substanzen, welche zur Blütenbildung spezifisch geeignet sind."

Bei einer späteren Gelegenheit (1886) formuliert Sachs eingehender den Begriff der „blütenbildenden Stoffe", indem er schreibt[5]), daß er darunter nicht etwa die ganze Stoffmasse (Eiweißstoffe, Kohlehydrate, Fette, Farbstoffe usw.) versteht,

---

[1]) Wir werden später darauf zurückkommen.

[2]) Physique des arbres. 1758. (Das Erscheinungsjahr bei Sachs irrtümlich mit 1878 angegeben.)

[3]) Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. (Botanische Zeitung. 1864. Gesammelte Abhandlungen. Bd. I. S. 230. Anm. 1. Zusatz vom Jahre 1892.)

[4]) Gesammelte Abhandlungen. Bd. 1. S. 230.

[5]) Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. (Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg. Bd. III. S. 372—388. 1887. — Gesammelte Abhandl. Bd. 1. S. 307.)

aus denen eine fertige Blüte oder selbst eine junge Knospe besteht. „Vielmehr nehme ich an," fährt er fort, „daß äußerst geringe Quantitäten einer oder verschiedener Substanzen (chemische Verbindungen) in den Blättern entstehen, die es bewirken, daß die den Vegetationspunkten ohnehin zuströmenden allbekannten Baustoffe die Form von Blüten annehmen. Diese blütenbildenden Stoffe können, ähnlich wie Fermente auf größere Massen plasmatischer Substanzen einwirken, während ihre eigene Quantität verschwindend klein ist." Dieser Standpunkt wird nochmals im Jahre 1893 hervorgehoben[1]); bei den formbildenden Stoffen handele es sich „um minimale Mengen fermentativ oder als Reizursachen wirkender Substanzen".

Die obige Ansicht Sachs', daß jeder Organform ein besonderer Stoff zugrunde liegt, fand wenig Anklang. Zunächst hat man darauf hingewiesen, daß durch diese Hypothese ein näheres Verständnis der Formbildung nicht gewonnen wird, da es lediglich eine Verlegung der Frage von der Form auf den Stoff bedeutet. Ferner ist es schwer denkbar, wie zu den zahllosen, durch alle möglichen allmählichen Übergänge miteinander verbundenen Formen, ebenso viele besondere Stoffe vorhanden sein können. An diese und ähnliche Einwände scheint Sachs selbst später gedacht zu haben, denn in seinen Gesammelten Abhandlungen[2]) findet sich ein sehr bemerkenswerter Zusatz vom Jahre 1892, in dem es in bezug auf die spezifischen Bildungsstoffe heißt: „oder vielmehr besser gesagt, spezifisch verschiedene Stoffmischungen." Dieser kurzen Bemerkung, die offenbar bisher kaum beachtet worden ist, kommt eine größere Bedeutung zu, denn hier scheint zum ersten Male der Gedanke ausgesprochen worden zu sein, daß die quantitative Zusammensetzung des Stoffes für die Formbildung von Bedeutung sein kann.

Wenn auch die Ansichten Sachs' im einzelnen nicht aufrecht zu erhalten sind, so ist doch darin der richtige Gedanke von dem Zusammenhang zwischen Stoff und Form erhalten. Heute sind allerdings die Ansichten der Botaniker über diesen Punkt geteilt. Als die wichtigsten Verfechter dieses Gedankens möchte ich Goebel und Klebs nennen, welche auf Grund langjähriger Untersuchungen einen tieferen Einblick in diese Frage gewonnen haben. Ohne im einzelnen auf die umfangreichen Forschungen einzugehen, will ich hier zwei wichtige Punkte, welche von besonderer prinzipieller Bedeutung sind, näher erörtern, nämlich die Frage der Heterophyllie — d. h. der Änderung der Blattform im Laufe der Entwicklung des Individuums —, und das Problem der Blütenbildung.

Goebel[3]) hat die Erscheinungen der Heterophyllie an der rundblättrigen Glockenblume (*Campanula rotundifolia*) studiert.

---

[1]) Physiologische Notizen. VII. Über Wachstumsperioden und Bildungsreize. (Flora. Bd. 77. 1893. S. 217—253.) S. 236.

[2]) Gesammelte Abhandlungen. Bd. II. S. 1163. Anm. 1.

[3]) Über die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität usw. (Flora. Bd. 82. 1896. S. 1—13.) — Eine merkwürdige

Er konnte zeigen, daß die Blattform von der Lichtintensität abhängt. Bei Kultur im schwachen Licht verharrt die Pflanze in der Jugendform und bildet die für die letztere charakteristischen Rundblätter. Selbst die schon zur Folgeform übergegangenen Individuen können durch Herabsetzung der Lichtintensität zur Rückkehr zur Jugendform gezwungen werden. Wenn wir den näheren Zusammenhang zwischen Licht und Blattform eruieren wollen, müssen wir an der Annahme festhalten, daß die Beeinflussung der Ausgestaltung der Pflanze durch die äußeren Faktoren keine unmittelbare ist; letztere beeinflussen vielmehr zunächst nur die in der Pflanze innewohnenden, inneren Bedingungen, welche ihrerseits auf die spezifische Struktur einwirken. Für jede Blattform muß demnach auch eine besondere Ausgestaltung der inneren Bedingungen angenommen werden. Goebel hat diese Sachlage folgendermaßen formuliert[1]: „Indes handelt es sich hier ebensowenig wie in anderen Fällen um eine „spezifische" Lichtwirkung. Das Licht wirkt insofern ein, als es die Stoffwechselvorgänge beeinflußt. Demgemäß kann eine Rückkehr zur Jugendform bei *Campanula* auch auf andere Weise erzielt werden, durch jede größere Störung in der Entwicklung der Pflanze (z. B. wenn man Sprosse mit Langblättern als Stecklinge benutzt), welche, wie wir annehmen dürfen, eine anderweitige Stoffverteilung — namentlich ein anderes Verhältnis der organischen und anorganischen Stoffe bedingen, als es „normal" vorhanden ist." In diesem Satze Goebels haben wir zugleich den ersten Versuch, die Natur der inneren Bedingungen, welche die Heterophyllie beherrschen, festzustellen. An einer anderen Stelle präzisiert Goebel[2]) näher das für die Bildung der höheren Blattform maßgebende Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen, und zwar als ein Überwiegen der ersteren über die letzteren. Er zeigt, daß sowohl die Eingriffe, welche eine direkte einseitige Verminderung der organischen Substanz, wie diejenigen, welche eine einseitige Erhöhung der Nährsalzaufnahme bewirken, das Verharren in der primären Blattform bezw. die Rückkehr zu derselben zur Folge haben. Die Auffassung Goebels findet auch in einem weiteren Umstand eine wichtige Stütze. Die Heterophyllie geht bekanntlich mit dem vegetativen Charakter bezw. der Blühreife des Individuums Hand in Hand. Die „unteren" Blätter kennzeichnen das rein vegetative Stadium, während die höhere Blattform für die reproduktive Phase der Entwicklung charakteristisch ist. Wir müssen demnach annehmen, daß auch die für die Blütenbildung maßgebenden inneren Bedingungen ähnlicher Natur sind, wie die für die Bildung der höheren Blattform charakteristischen. Falls die

---

Form von Campanula rotundifolia. (Ebenda. Bd. 95. 1905. S. 232—234.) — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908. S. 13 ff. — Organographie. 2. Aufl. Teil 1. S. 404 ff.

[1]) Organographie. 2. Aufl. Teil 1. S. 408.

[2]) Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908. S. 13—14 und 10.

Annahme Goebels zutrifft, daß für die Blattform das Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen den Ausschlag gibt, so müßte dieses Verhältnis auch für die Blütenbildung von Bedeutung sein. Dies ist nun tatsächlich der Fall. Die Erkenntnis von der Bedeutung eines relativen Überwiegens der organischen Substanz über die Nährsalze für die Blütenbildung hat sich in den letzten Jahren vornehmlich dank den Untersuchungen von Klebs[1]) Bahn gebrochen. Es besteht heute kaum ein Zweifel darüber, daß diese Annahme wohl begründet ist.

Nach diesen Forschungen würde die morphologische Ausgestaltung der Pflanze während der Entwicklung von der Keimung bis zur Blütenbildung von dem Verhältnis der organischen Substanz zu den anorganischen Salzen beherrscht. Durch Studien an einem sehr geeigneten Objekt, nämlich an der Petersilienpflanze (*Petroselinum sativum* Hoffm.) konnte ich[2]) die Bedeutung dieses Verhältnisses bestätigen. Anlaß zu meinen Studien gab die gelegentliche Beobachtung, daß in Gemüsegärten vielfach die Petersilienpflanzen im zweiten Lebensjahre statt der normalen, zur Blütenbildung führenden Entwicklung, Rückschläge zur Jugendform aufweisen. Durch Versuche konnte ich sodann feststellen, daß die Bildung solcher Rückschläge künstlich hervorgerufen werden kann, und zwar durch Einwirkung derjenigen Konstellationen von äußeren Bedingungen, welche bekanntermaßen geeignet sind, ein Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze zu verhindern. Und noch leichter als die Rückkehr zur Jugendform kann durch geeignete Behandlung das Niederhalten der Pflanzen in dieser Form erzwungen werden. Auf Grund dieser Untersuchungen habe ich folgendes hypothetisches Bild von der natürlichen Entwicklung der Petersilie entworfen: ,,Die Form, in welcher der Vegetationspunkt der Petersilie austreibt, hängt von der Art der Ernährung desselben ab. Die dem Vegetationspunkt zur Verfügung stehende Nahrung ist in ihrer Zusammensetzung im wesentlichen quantitativen Verschiedenheiten unterworfen. Fassen wir die beiden großen Kategorien von Nährstoffen, nämlich die organischen und anorganischen ins Auge, so können wir die jeweilige besondere quantitative Zusammensetzung der Nährstoffe durch das Verhältnis (organische Substanz): (Nährsalze) ausdrücken. Bleibt dieses Verhältnis innerhalb bestimmter Grenzen, und zwar derart, daß man von einem relativen Überwiegen der Nährsalze über die organische Substanz sprechen kann, so wächst die Pflanze rein vegetativ und die Blätter verharren in der ursprünglichen Form: die Pflanze verharrt in der Jugendform. Verschiebt sich dagegen das Verhältnis der Nährstoffe zueinander derart, daß man von einem relativen Überwiegen der organischen Substanz über die

[1]) Vgl. hierzu die Darstellung Klebs' im Handwörterbuch d. Naturwissenschaften. Bd. IV. S. 288 ff.

[2]) Lakon, Über die Bedingungen der Heterophyllie bei Petroselinum sativum Hoffm. (Flora, Neue Folge. Bd. X. 1917. S. 34—51.)

Nährsalze sprechen kann, so geht die Pflanze in die Folgeform über. In gleicher Weise wie die Verschiebung des Verhältnisses der organischen Substanz zu den Nährsalzen zugunsten der ersteren eine allmählich zunehmende ist, so ist auch der Übergang der Pflanze von der Jugendform in die Folgeform ein allmählicher. Jedem Verhältnis der überwiegenden organischen Substanz zu den Nährsalzen entspricht eine besondere Blattform. Hat das Überhandnehmen der organischen Substanz über die Nährsalze den höchsten Grad erreicht, so erfolgt an Stelle von Blättern Blütenbildung. Unter diesen Voraussetzungen wäre die normale Entwicklung der Petersilie etwa folgendermaßen zu verstehen: Nach erfolgter Keimung stehen zunächst der jungen Keimpflanze — was organische Substanz betrifft — nur die im Samen abgelagerten Reservestoffe zur Verfügung. Wir wollen die Frage, ob in diesem allerersten Stadium der Entwicklung ein Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze überhaupt möglich ist, dahingestellt sein lassen. Solange die ersten Organe der Pflanze, nämlich die ersten Wurzeln und die ersten Blätter ausschließlich auf Kosten der Reservestoffe gebildet werden, findet auch eine Verschiebung in dem Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen statt, und zwar immer mehr zugunsten der letzteren, denn einerseits werden die verfügbaren Mengen der organischen Substanz immer kleiner, andererseits wird die Nährsalzzufuhr infolge der Vergrößerung des Wurzelsystems immer größer. Mit dem Einsetzen der eigenen Assimilationstätigkeit tritt die Bildung von organischer Substanz ein. Die Pflanze verfügt dann über neue Mengen organischer Stoffe, welche mit der fortschreitenden Vergrößerung der Blattfläche — absolut genommen — immer größer werden. Aber auch die Nährsalzaufnahme nimmt allmählich an Intensität zu. Die infolge der sehr günstigen äußeren Bedingungen sehr hohe Wachstumsfähigkeit läßt eine Zunahme der organischen Substanz nicht zu, sondern sie führt einen lebhaften Verbrauch derselben herbei; der Verbrauch der Stoffe findet sofort statt, d. h. sobald ihr Konzentrationsverhältnisse den für das Wachstum zulässigen niedrigsten Grad erreicht hat. Wir können wohl annehmen, daß im allgemeinen bei sehr günstiger Temperatur und Bodenfeuchtigkeit — unter Voraussetzung eines unerschöpflichen Nährsalzgehaltes des Bodens — die Nährsalzaufnahme eine sehr hohe ist. Unter diesen Umständen ist in diesem Stadium der Entwicklung das Verhältnis der von den Vegetationspunkten als Nahrung aufgenommenen Nährstoffe durch das Überwiegen der Nährsalze über die organische Substanz gekennzeichnet. Solange diese Verhältnisse bestehen bleiben, fährt die Pflanze beständig fort, neue Blätter der ursprünglichen Form zu bilden, sie verharrt im Jugendstadium. Aber schon im Hochsommer werden diese Verhältnisse mehr oder minder tiefgreifend gestört. Denn zu dieser Zeit, wo die Assimilation ihren Höhenpunkt erreicht, wird in der Natur einerseits die Nährsalzaufnahme infolge der großen Bodentrockenheit herabgesetzt, andererseits der Verbrauch der orga-

nischen Nährstoffe infolge der durch die hohe relative Lufttrockenheit verminderten Wachstumstätigkeit eingeschränkt. So fangen allmählich die organischen Stoffe an, die Überhand zu gewinnen. Bevor dieses Überhandnehmen der organischen Substanz die für den Eintritt der Folgeform notwendige Höhe erreicht hat, findet gegen Ende der Vegetationsperiode im Spätsommer und im Herbst eine Änderung der äußeren Bedingungen, vor allem der Temperatur statt, und zwar derart, daß ihre Kombination ein Wachstum überhaupt nicht mehr zuläßt; insbesondere werden die Nächte kalt, so daß die Bildung von neuen Organen bezw. ihre Streckung immer mehr eingeschränkt und schließlich ganz eingestellt wird. Zu jener Zeit ist aber die Assimilation des reichen Blattwerkes bei noch hoher Lichtintensität sehr lebhaft. Die gebildeten organischen Substanzen können nicht mehr restlos verkonsumiert werden, so daß ein Überschuß an organischer Substanz eintritt, der bis Ende der Vegetationsperiode zu Anfang des Winters fortbesteht. Die überschüssigen organischen Substanzen werden in den Wurzeln abgelagert, so daß die Pflanze mit einem großen Vorrat an Reservestoffen in die Winterruhe übergeht. Die Vorgänge im Winter, welche im wesentlichen in einem geringen Verbrauch von Reservestoffen infolge der Atmung bestehen, können hier übergangen werden. Die Pflanze geht im nächsten Frühjahr mit größeren Vorräten in die neue Vegetationsperiode über. Treten nunmehr günstige Wachstumsbedingungen ein, so stehen dem Vegetationspunkte Nährstoffe zur Verfügung, welche durch das Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze gekennzeichnet sind. Unter diesen Umständen geht die Pflanze in die Folgeform über und die Blätter weisen nunmehr die ersten Merkmale der höheren Form auf. Das Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze nimmt mit dem Eintritt des trockenen Sommerwetters zu und erreicht im Hochsommer seinen Kulminationspunkt. Hand in Hand mit diesem relativen Anwachsen der organischen Substanz geht die Verstärkung des höheren Charakters der Blätter; schließlich werden Blüten gebildet. Die stark überschüssigen organischen Stoffe im Herbst, die infolge der starken Abkühlung insbesondere nachts nicht mehr zur Bildung neuer Organe verwendet werden können, strömen zu den Samenanlagen zu und werden dort als Reservestoffe abgelagert. Die völlige Inanspruchnahme der organischen Nährstoffe durch die Samenbildung verhindert offenbar die Verwendung eines Teiles der ersteren zur Ernährung der Pflanze selbst, besonders des unterirdischen Teiles derselben, so daß schließlich die Pflanze an Erschöpfung abstirbt."

Diese Darstellung der Entwicklung der Petersilie macht selbstverständlich keinen Anspruch darauf, die inneren Vorgänge und ihr kompliziertes Ineinandergreifen restlos aufzuklären oder das Verhältnis der Pflanze zur Außenwelt genau zu präzisieren. Sie verfolgt vielmehr den Zweck, an einem konkreten Fall zu veranschaulichen, in welcher Weise nach unserer Auffassung unter dem Einfluß der äußeren Bedingungen das Verhältnis der

organischen Substanz zu den Nährsalzen verschoben wird und wie diese Verschiebung in der morphologischen Entwicklung der Pflanze zum Ausdruck kommt. Wir sehen in der normalen Entwicklung der Pflanze keinesfalls einen durch die spezifische Struktur unter allen Umständen vorgeschriebenen Vorgang; die morphologische Ausgestaltung der Pflanze während der Entwicklung, mit einem Wort die Metamorphose, hängt vielmehr von der Beschaffenheit der Baustoffe, und zwar von ihrer quantitativen Zusammensetzung ab.

## II. Die Gedanken Goethes zur physiologischen Erklärung der Metamorphose.

Wie wir bereits einleitend hervorgehoben haben, ist die Metamorphoselehre Goethes von Gedanken über den kausalen Zusammenhang der Erscheinung begleitet. Goethe verfolgt die Entwicklung der Pflanze von der Keimung bis zur Blütenbildung, stellt die sich dabei vollziehende Metamorphose fest und versucht die Ursachen der letzteren zu ergründen. Seiner Betrachtung liegt der Gedanke zugrunde, daß der Vegetationspunkt befähigt ist, sämtliche Blattformen der Spezies sowie die Blütenteile hervorzubringen, und daß die Entscheidung darüber, welche Blattform jeweils gebildet wird, von der Beschaffenheit der dem Vegetationspunkt zuströmenden Säfte abhängt. Goethe verfährt wie ein moderner Forscher, der sich den Standpunkt zu eigen gemacht hat, daß der Vegetationspunkt nicht „von selbst", sondern unter dem Einfluß veränderter Entwicklungsbedingungen heute diese und morgen jene Blattform hervorbringt bezw. zur Bildung von Blüten übergeht. Im folgenden will ich nun aus dem Werke Goethes diejenigen Stellen zitieren und näher erläutern, welche den Zweck verfolgen, die Metamorphose kausal verständlich zu machen. Dabei finden auch diejenigen Stellen Berücksichtigung, welche nur mittelbar diesem Zwecke dienen, indem sie die Ansichten Goethes über Ernährung und stoffliche Zusammensetzung der Pflanzenorgane dartun.

* * *

§ 24. „Wie nun die Blätter hauptsächlich ihre erste Nahrung den mehr oder weniger modificirten wässerigten Theilen zu verdanken haben, welche sie dem Stamme entziehen, so sind sie ihre größere Ausbildung und Verfeinerung dem Lichte und der Luft schuldig. Wenn wir jene in der verschlossenen Samenhülle erzeugte Cotyledonen, mit einem rohen Safte nur gleichsam ausgestopft, fast gar nicht, oder nur grob organisirt und ungebildet finden: so zeigen sich uns die Blätter der Pflanzen, welche unter dem Wasser wachsen, gröber organisirt als andere, der freyen Luft ausgesetzte; ja sogar entwickelt dieselbige Pflanzenart glättere und weniger verfeinerte Blätter, wenn sie in tiefen feuchten Orten wächst; da sie hingegen, in höhere Gegenden versetzt, rauhe, mit Haaren versehene, feiner ausgearbeitete Blätter hervorbringt."

Hier vertritt Goethe die Ansicht, daß die ersten Blätter von den mehr oder weniger modifizierten anorganischen Nährsalzlösungen ernährt werden, welche durch die Wurzeln aufgenommen in den Stamm geleitet werden. Die Ausbildung und Verfeinerung der späteren Blätter werden dagegen durch das Licht und die Luft bewirkt. Der erste Satz könnte leicht zu einer falschen Auslegung des darin enthaltenen Gedankens führen, nämlich als ob jedes Blatt seine erste Nahrung dem Stamme entzieht, während es seine weitere Ausbildung und Verfeinerung dem Lichte und der Luft schuldige. Daß dies indessen nicht der Fall ist, sondern unter Blatt das Blattwerk allgemein verstanden wird, geht aus der weiteren Erörterung hervor, worin als primitivste Blätter die Kotyledonen angeführt werden, welche nach Goethe undifferenziert, mit einem rohen Saft gleichsam ausgestopft sind.[1]) Diesen rohen Bau der Keimblätter führt Goethe darauf zurück, daß sie in der verschlossenen Samenhülle erzeugt werden und somit dem verfeinernden Einfluß des Lichtes und der Luft entzogen sind. Auch der Unterschied in der Ausbildung der Blätter unter Wasser und an der Luft, in feuchten und in trockenen Standorten wird auf die geringere oder intensivere Einwirkung von Licht und Luft zurückgeführt.

Daß Goethe unter Einwirkung von Licht und Luft den Prozeß der Kohlensäureassimilation versteht, geht aus § 26 hervor, worin folgendes ausgeführt wird: „Man hat sich durch Erfahrungen unterrichtet, daß die Blätter verschiedene Luftarten einsaugen, und sie mit den in ihrem Innern enthaltenen Feuchtigkeiten verbinden; auch bleibt wohl kein Zweifel übrig, daß sie diese feineren Säfte wieder in den Stengel zurück bringen, und die Ausbildung der in ihrer Nähe liegenden Augen dadurch vorzüglich befördern. Man hat die aus den Blättern mehrerer Pflanzen, ja aus den Höhlungen der Rohre entwickelten Luftarten untersucht, und sich also vollkommen überzeugen können.“ Daß wir keine moderne Darstellung der Kohlensäureassimilation finden, ist selbstverständlich. Es ist überhaupt bewunderungswürdig, daß Goethe die zu jener Zeit kaum laut gewordenen Stimmen über photosynthetische Vorgänge richtig eingeschätzt und bei der Behandlung der Metamorphose verwertet hat. Die ersten Anfänge der Entdeckung der Assimilation, die Erkenntnis, daß die grünen Pflanzenteile unter dem Einfluß des Lichtes eine Anreicherung der Luft mit Sauerstoff bewirken, gehen bekanntlich auf Ingenhouß (1779) zurück. Die Ansicht, daß dieser Sauerstoff ein Nebenprodukt bei der Bildung organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser darstellt, wurde erst von Senebier (1782—1783) ausgesprochen. Zur Zeit der Niederschrift der

[1]) Im § 12 werden die ersten Organe der Pflanzen, die Cotyledonen, folgendermaßen charakterisiert: „Sie erscheinen oft unförmlich, mit einer rohen Materie gleichsam ausgestopft, und ebenso sehr in die Dicke als in die Breite ausgedehnt; ihre Gefäße sind unkenntlich, und von der Masse des Ganzen kaum zu unterscheiden; sie haben fast nichts ähnliches von einem Blatte, und wir können verleitet werden, sie für besondere Organe anzusehen.“

Metamorphose (1790) waren Goethe nur diese Untersuchungen Senebiers bekannt, während die weiteren Untersuchungen dieses Forschers und die grundlegenden Arbeiten Th. de Saussures erst später (1800 bzw. 1804) veröffentlicht wurden.[1]) Daß der Nichtfachbotaniker Goethe schon aus den ersten Mitteilungen Senebiers die richtigen Folgerungen zog, ist um so höher einzuschätzen, als in der Wissenschaft selbst die genauen und beweiskräftigen Versuche Saussures nicht vermocht hatten, den neuen Ideen allgemeine Zustimmung zu sichern. Goethe geht sogar noch weiter in der Würdigung dieser Bildung von organischer Substanz in den Blättern aus dem Kohlenstoff der Luft, indem er ein Strömen dieser „feineren Säfte" zu den Vegetationspunkten (Augen) annimmt. Goethe unterscheidet deutlich zweierlei Nährsäfte, die „feineren" oder „verfeinerten", die in den Blättern gebildet werden, und die „rohen", die von den Wurzeln aufgenommen werden; erstere sind die organischen Substanzen, letztere die anorganischen Nährsalze. Wenn er bei den Kotyledonen von einer „rohen Materie" oder von „rohem Safte" spricht, so liegt allerdings hier eine Verkennung der wahren Sachlage vor; denn die Stoffe, mit denen die Keimblätter vollgestopft sind, sind organische Substanzen, also nach der Goetheschen Terminologie verfeinerte Säfte, welche in den Blättern durch die Assimilation gebildet worden sind, wenn sie auch hier nicht am Aufbau des eigenen Körpers beteiligt, sondern als Reservestoffe (Rohmaterial) abgelagert sind. Die ganze Anschauung, daß die Kotyledonen ihre Entstehung der rohesten Zusammensetzung der Nahrungssäfte, also dem stärksten Überwiegen der Bodenernährung verdanken, ist irrig. Diese Organe werden im Gegenteil bei der Samenbildung angelegt zur Zeit des stärksten Überwiegens der organischen Substanz. Bei einer späteren Gelegenheit (§ 33) setzt sich Goethe selbst zu seiner Anschauung in Widerspruch.[2])

Im folgenden § 27 begründet Goethe seine Hypothese über die Ursachen der Metamorphose der Organe im Laufe der Ontogenie. Den seinerzeit neuen Anschauungen sich anschließend, bestreitet er den früher dem Mark zugeschriebenen besonderen „Rang" und verlegt „alle Trieb- und Hervorbringungskraft" auf die innere Rinde. Dann fährt er fort: „so wird man sich gegenwärtig eher überzeugen, daß ein oberer Knoten, indem er aus dem vorhergehenden entsteht und die Säfte mittelbar durch ihn empfängt, solche feiner und filtrierter erhalten, auch von der inzwischen geschehenen Einwirkung der Blätter genießen, sich selbst feiner ausbilden und seinen Blättern und Augen feinere Säfte zubringen müsse."

Demnach wird nach Goethe ein höherer Knoten aus zwei Gründen mit feineren Säften versorgt als ein unterer: erstens einmal muß der aufsteigende Saftstrom um den höheren Knoten

---

[1]) Vgl. Pfeffers Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Bd. I. S. 289—290.
[2]) Vgl. unsere weiteren Erörterungen auf S. 172 ff.

zu erreichen, die unteren Knoten passieren und wird dabei „filtriert“, und zweitens genießt der höhere Knoten auch die Produkte der nunmehr in Tätigkeit getretenen Blätter.

Die grobe Vorstellung von einer mechanischen Filtration der Säfte ist natürlich irrig und entspricht den damaligen Anschauungen. Aber der Hinweis auf die im Laufe der Entwicklung hinzutretende feinere Ernährung infolge der Tätigkeit der Blätter steht auf durchaus modernem Boden und zeigt, wie wenig Goethe in der Annahme der Filtration allein eine befriedigende Begründung für die Verfeinerung der Säfte erblickte.

Obwohl Goethe in richtiger Erkenntnis des allgemeinen Zusammenhanges zwischen Metamorphose und Ernährung die verschiedenen Blattformen sozusagen auf das Verhältnis der „rohen“ zu den „verfeinerten“ Säften zurückzuführen sucht, irrt er sich in der Beurteilung des Wendepunktes in der Ernährung, d. h. von welchem Punkt der Entwicklung an das Überwiegen der organischen Substanz in der Blattform sich geltend macht. Dies geht aus folgenden zwei Paragraphen hervor:

§ 28. „Indem nun auf diese Weise die roheren Flüssigkeiten immer abgeleitet, reinere herbey geführt werden, und die Pflanze sich stufenweise feiner ausarbeitet, erreicht sie den von der Natur vorgeschriebenen Punct. Wir sehen endlich die Blätter in ihrer größten Ausbreitung und Ausbildung, und werden bald darauf eine neue Erscheinung gewahr, welche uns unterrichtet: die bisher beobachtete Epoche sey vorbey, es nahe sich eine zweyte, die Epoche der Blüte.“

§ 29. „Den Übergang zum Blütenstande sehen wir schneller oder langsamer geschehen. In dem letzten Falle bemerken wir gewöhnlich, daß die Stengelblätter von ihrer Peripherie herein sich wieder anfangen zusammen zu ziehen, besonders ihre mannigfaltigen äußeren Eintheilungen zu verlieren, sich dagegen an ihren untern Theilen, wo sie mit dem Stengel zusammen hängen, mehr oder wenig auszudehnen; in gleicher Zeit sehen wir, wo nicht die Räume des Stengels von Knoten zu Knoten merklich verlängert, doch wenigstens denselben gegen seinen vorigen Zustand viel feiner und schmächtiger gebildet.“

Die „größte Ausbreitung und Ausbildung“ der Blätter ist nicht auf eine relative Zunahme der organischen Substanz zurückzuführen, sondern auf das absolute Anwachsen des Nahrungsstromes, der in seiner Zusammensetzung noch immer im Zeichen des Überschusses an anorganischen Nährsalzen steht. Die assimilatorische Tätigkeit der Blätter kann sich morphologisch noch nicht bemerkbar machen, da mit der Vergrößerung des Blattwerks auch eine solche des Wurzelsystems Hand in Hand geht, wie ich es bei der Petersilie näher ausgeführt habe. Die Vergrößerung des Blattes ist also mit keiner morphologischen Veränderung verbunden, und zeigt nichts von einer Änderung der Zusammensetzung, sondern von einer solchen (und zwar einer Zunahme) in der absoluten Quantität des Nahrungsstromes.

Erst das Aufhören des üppigen vegetativen Wachstums und das Auftreten der ersten Anzeichen für den Übergang zur Blütenbildung zeigen von der eingetretenen Wendung in der quantitativen Zusammensetzung des zu den Vegetationspunkten strömenden Nährsaftes. Dort, wo „der Übergang zum Blütenstande langsam geschieht", tritt die Erscheinung der Heterophyllie zutage. Der dabei zu beobachtende Rückgang der Blattspreite und die Ausbreitung der Blattstielbasis werden von Goethe als die Merkmale der Formänderung hervorgehoben.

Im folgenden § 30 geht Goethe auf die Bedingungen der Blütenbildung ein. Er schreibt: „Man hat bemerkt, daß häufige Nahrung den Blütenstand einer Pflanze verhindere, mäßige, ja kärgliche ihn beschleunige. Es zeigt sich hierdurch die Wirkung der Stammblätter, von welcher oben die Rede gewesen, noch deutlicher. So lange noch rohere Säfte abzuführen sind, so lange müssen sich die möglichen Organe der Pflanze zu Werkzeugen dieses Bedürfnisses ausbilden. Dringt übermäßige Nahrung zu, so muß jene Operation immer wiederholt werden, und der Blütenstand wird gleichsam unmöglich. Entzieht man der Pflanze die Nahrung, so erleichtert und verkürzt man dagegen jene Wirkung der Natur; die Organe der Knoten werden verfeinert, die Wirkung der unverfälschten Säfte reiner und kräftiger, die Umwandlung der Teile wird möglich, und geschieht unaufhaltsam." Er hebt also zunächst die altbekannte Beobachtung der Praktiker hervor, daß reichliche Bodenernährung[1]) die Blütenbildung verhindere, während kärgliche solche dieselbe beschleunige, und bringt diese Erscheinung mit der Tätigkeit der Blätter in Zusammenhang, deren Wirkung hier deutlicher hervortrete als bei der bereits behandelten Metamorphose der Blätter. Die folgenden Sätze klingen teleologisch, als ob die bei reichlicher Bodenernährung immer wieder neuentstehenden Blätter deshalb gebildet werden, damit die roheren Säfte verbraucht werden, obwohl Goethe hier dem Sinne nach zweifellos der kausale Zusammenhang vorschwebt. Denn er spricht schließlich u. a. auch von der Wirkung der unverfälschten Säfte, welche die Metamorphose fördern. Unter „unverfälscht" werden die sonst als „verfeinert" bezeichneten Säfte verstanden, d. h. Säfte, die von rohen Anteilen — nämlich Nährsalzlösungen — möglichst rein, oder zeitgemäßer ausgedrückt durch das Überwiegen der organischen Substanz charakterisiert sind.

Aus der ganzen Behandlung der Frage in dem besprochenen § 30 geht — bei Berücksichtigung der früheren Erörterungen, insbesondere der vom § 26 — hervor, daß Goethe unter „Wirkung der Stammblätter" zweierlei Begriffe vermengt, die keinesfalls gleichsinnig sind. Nach der Darstellung im § 30 wird bei reichlicher Bodenernährung deswegen die vegetative Periode verlängert, damit die reichlich zuströmenden rohen

[1]) Unter „Nahrung" wird hier die Bodenernährung, d. h. die anorganischen Nährsalze verstanden.

Säfte verbraucht werden; durch diesen Verbrauch der rohen Anteile werden die Säfte sozusagen auf negativem Wege verfeinert. Hier tritt also die positive Verfeinerung der Säfte durch Anreicherung mit organischer Substanz infolge der Photosynthese durch die Blätter nicht hervor. Auch Teleologie und Kausalität werden hier miteinander vermengt, denn die Bildung der Blätter wird teleologisch durch das Bedürfnis des Verbrauchs der rohen Säfte, während die Blütenbildung kausal, und zwar u. a. auch durch die nunmehr infolge der Tätigkeit der Blätter eingeleiteten Verfeinerung der Säfte erklärt wird. Im § 26 dagegen wird die Verfeinerung der Säfte durch die positive Tätigkeit der Blätter, durch die Bildung von organischer Substanz infolge der Photosynthese betont. In dem darauf folgenden § 27 ist es nicht direkt ersichtlich, ob die Tätigkeit der Blätter in dem positiven oder in dem negativen Sinne verstanden wird. Aber aus den Erläuterungen im § 28 geht unzweifelhaft hervor, daß auch dort die positive Verfeinerung der Säfte durch die assimilatorische Tätigkeit verstanden wird, denn es werden hier zwei verschiedene Momente hervorgehoben, die Ableitung der roheren Flüssigkeiten, d. h. die Verfeinerung auf negativem Wege, und das Herbeischaffen reinerer Flüssigkeiten, was nur auf positivem Wege durch die Assimilation geschehen kann. Übrigens ist Goethe darüber nicht im klaren, daß für die Verfeinerung der Säfte der bloße Verbrauch infolge Blattbildung ein zweischneidiges Schwert darstellt, denn zur Blattbildung werden auch die feineren Anteile der zu den Vegetationspunkten zuströmenden Nahrung, also auch die organischen Bestandteile herangezogen und verbraucht.

In der Folge vergleicht Goethe die zusammengedrängte, quirlständige Anordnung der Blütenteile mit der ähnlichen der Kotyledonen bei den Koniferen. Er sieht in den Kotyledonen der Fichte diejenige Kraft der Natur angedeutet, welche bei höherem Alter die Blüten- und Fruchtbildung bewirkt. § 33 schließt er mit den Worten: „und wir sehen in der ersten Kindheit dieser Pflanze schon diejenige Kraft der Natur gleichsam angedeutet, wodurch in ihrem höheren Alter der Blüten- und Fruchtstand gewirkt werden soll." Dieser Hinweis auf die Gleichartigkeit der inneren Bedingungen, welche bei Blüten- und Fruchtbildung, und bei der Anlage der Kotyledonen wirksam sind, der voll berechtigt ist, steht in Widerspruch zu der in §§ 12 und 24 geäußerten Ansicht[1]), daß die Kotyledonen unentwickelte, groborganisierte, mit einer rohen Materie ausgestopfte Organe sind. Wie wir bereits gesehen haben, ist diese Ansicht irrig.[2])

Die Wirkung der verfeinerten Säfte wird nun weiter im § 36 zur Erklärung der Bildung der verwachsenblättrigen Kelche herangezogen. Es heißt dort u. a.: „Die so nahe aneinander gerückten und gedrängten Blätter berühren sich auf das genauste in ihrem zarten Zustande, anastomosiren sich durch die Ein-

[1]) Vgl. S. 167.
[2]) Vgl. S. 169.

wirkung der höchst reinen, in der Pflanze nunmehr gegenwärtigen Säfte, und stellen uns die glockenförmigen oder sogenannten einblättrigen Kelche dar ......" Die Verwachsung wird als mechanisch durch die enge Berührung der infolge der Wirkung der „höchst reinen Säfte" nahe aneinander gerückten, in embryonalem Zustand befindlichen Blätter erklärt. Im § 38 wird dann nochmals betont, daß die Umwandlung der Laubblätter zu Kelchblättern auf die nunmehr veränderte Ernährung des Vegetationspunktes zurückzuführen ist. „... Wäre durch zudringende überflüssige Nahrung der Blüthenstand verhindert worden, so würden sie alsdann aus einander gerückt, und in ihrer ersten Gestalt erschienen seyn ...." Hier werden die für das vegetative Stadium charakteristischen Säfte als „überflüssige Nahrung" bezeichnet, wobei Goethe die Bodenernährung im Auge hat.

Wir haben schon oben (S. 169) darauf hingewiesen, daß Goethe für die Verfeinerung der Säfte zwei Momente verantwortlich macht, nämlich erstens die vermeintliche, rein mechanische Filtration durch die Gefäße und ferner die chemische durch die assimilatorische Tätigkeit der Blätter. Ersteres entspricht den damaligen Anschauungen, letzteres ist der neue Gedanke, dessen Anerkennung durch die Fachwelt noch nicht gesichert erscheint. Diesem Umstande wird im § 39, in welchem die Bildung der Krone behandelt wird, Rechnung getragen. Es heißt darin: „Wir haben gesehen, daß der Kelch durch verfeinerte Säfte, welche nach und nach in der Pflanze sich erzeugen, hervorgebracht werde, und so ist er nun wieder zum Organe einer künftigen weiteren Verfeinerung bestimmt. Es wird uns dieses schon glaublich, wenn wir seine Wirkung auch bloß mechanisch erklären. Denn wie höchst zart und zur feinsten Filtration geschickt müssen Gefäße werden, welche, wie wir oben gesehen haben, in dem höchsten Grade zusammen gezogen und an einander gedrängt sind." Hier wird — zu sicherer Rettung des Prinzips der Abhängigkeit der Metamorphose von der Ernährung — ausdrücklich hervorgehoben, daß die steigernde Verfeinerung der Säfte auch bloß mechanisch durch das Passieren der Gefäße, welche in den höher entwickelten Organen (wie z. B. in dem Kelch) infolge starker Zusammenziehung zu feinerer Filtration der Säfte befähigt sind, hinreichend erklärt werden kann. Diese besondere Betonung der mechanischen Filtration ist aber zugleich der beste Beweis dafür, daß für Goethe auch ein biochemisches Moment existiert, welches für die Verfeinerung der Säfte in Betracht kommt. Wenn Goethe für die Bildung der Krone in erster Linie auf die mechanische Tätigkeit der Gefäße sich beruft, so hat dies seinen inneren Grund auch darin, daß er sich eine zu grobe Vorstellung von der Bedeutung der vorhergehenden Organe für die Ernährung der nächstfolgenden macht. Der Kelch sei für die Bildung der zum Aufbau der Krone bestimmten Nährstoffe ausschlaggebend. Und da die assimilatorische Tätigkeit des Kelches nicht ins Gewicht fallen kann, so muß hier die mechanische Filtration zur Erklärung der Verfeinerung der Säfte herangezogen werden; diese sei im

Kelch besonders intensiv, weil dieses Organ außerordentlich gedrängt und zusammengezogen erscheint.[1]) In Wirklichkeit ist nicht jedes einzelne Organ für die Ausbildung des unmittelbar nächstfolgenden von Bedeutung, sondern der Gesamtzustand der Pflanze, so der Gesamtumfang der grünen, assimilierenden Fläche. Eine etwaige weitere Steigerung des Übermaßes organischer Substanz während der Blüten- und Fruchtbildung braucht nicht mit einer weiteren Erweiterung der assimilierenden Fläche in Zusammenhang zu stehen; sie kann auch auf einem zunehmenden Rückgang in der Nährsalzversorgung beruhen.

Es ist bemerkenswert, daß Goethe, obwohl er eine fortschreitende Verfeinerung der Säfte annimmt[2]) und diese als Ursache für die fortschreitende Entwicklung bezeichnet, in den aufeinander folgenden Pflanzenorganen einen periodischen Wechsel von „Ausdehnung“ und „Zusammenziehung“ erblickt, dem er besondere Bedeutung beimißt. Dies geht u. a. aus den §§ 41, 50, 61, 62, 73 hervor, worin folgendes ausgeführt wird:

§ 41. „Haben wir nun bemerkt, daß von den Samenblättern herauf eine große Ausdehnung und Ausbildung der Blätter besonders ihrer Peripherie, und von da zu dem Kelche, eine Zusammenziehung des Umkreises vor sich gehe; so bemerken wir, daß die Krone abermals durch eine Ausdehnung hervorgebracht werde. Die Kronenblätter sind gewöhnlich größer als die Kelchblätter, und es läßt sich bemerken, daß wie die Organe im Kelche zusammengezogen werden, sie sich nunmehr als Kronenblätter durch den Einfluß reinerer, durch den Kelch filtrirter Säfte, in einem hohen Grade verfeint wieder ausdehnen, und uns, neue ganz verschiedene Organe vorbilden ......“

§ 50. „Und so entsteht ein Staubwerkzeug, wenn die Organe, die wir bisher als Kronenblätter sich ausbreiten gesehen, wieder in einem höchst zusammengezogenen und zugleich in einem höchst verfeinten Zustande erscheinen. Die oben vorgetragene Bemerkung wird dadurch abermals bestätigt und wir werden auf diese abwechselnde Wirkung der Zusammenziehung und Ausdehnung, wodurch die Natur endlich ans Ziel gelangt, immer aufmerksamer gemacht.“

§ 61. „Wenn nun die Spiralgefäße in der Mitte der Saftgefäßbündel liegen, und von ihnen umschlossen werden; so können wir uns jene starke Zusammenziehung, einigermaßen näher denken, wenn wir die Spiralgefäße, die uns wirklich als elastische Federn

---

[1]) Nach Goethe ist ein Pflanzenorgan um so mehr zur Erzeugung feinerer Nährstoffe befähigt, je höher es in der Entwicklung steht. Diese Ansicht findet in der Assimilationstätigkeit der Organe keine Bestätigung; es wird daher zur Erklärung die vermeintliche steigernde Fähigkeit zur intensiveren mechanischen Filtration herangezogen.

[2]) Die Verfeinerung der Säfte erreicht in den Antheren den höchsten Grad. In § 64 heißt es u. a.: „Die feine Materie, welche sich in den Antheren entwickelt, erscheint uns als ein Staub; diese Staubkügelchen sind aber nur Gefäße, worin höchst feiner Saft aufbewahrt ist ....“

erscheinen, in ihrer höchsten Kraft gedenken, so daß sie überwiegend, hingegen die Ausdehnung der Saftgefäße subordinirt wird."

§ 62. „Die verkürzten Gefäßbündel können sich nun nicht mehr ausbreiten, sich einander nicht mehr aufsuchen und durch Anastomose kein Netz mehr bilden; die Schlauchgefäße, welche sonst die Zwischenräume des Netzes ausfüllen, können sich nicht mehr entwickeln, alle Ursachen wodurch Stengel-, Kelch- und Blumenblätter sich in die Breite ausgedehnt haben, fallen hier völlig weg und es entsteht ein schwacher höchst einfacher Faden."

§ 73. „Wir wiederholen hier jene oben angezeigte Bemerkungen, daß Griffel und Staubfäden auf der gleichen Stufe des Wachsthums stehen, und erläutern jenen Grund des wechselweisen Ausdehnens und Zusammenziehens dadurch abermals. Vom Samen bis zu der höchsten Entwickelung des Stengelblattes, bemerkten wir zuerst eine Ausdehnung, darauf sahen wir durch eine Zusammenziehung den Kelch entstehen, die Blumenblätter durch eine Ausdehnung, die Geschlechtstheile abermals durch eine Zusammenziehung; und wir werden nun bald die größte Ausdehnung in der Frucht, und die größte Concentration in dem Samen gewahr werden. In diesen sechs Schritten vollendet die Natur unaufhaltsam das ewige Werk der Fortpflanzung der Vegetabilien durch zwey Geschlechter."

Die „Ausdehnung" wird hierbei durch eine Anastomose der „Saftgefäße" bewerkstelligt, während die „Zusammenziehung" durch die Verhinderung einer solchen Anastomose, welche bei der Bildung der Filamente durch die Gegenwirkung der elastischen Spiralgefäße geschehen soll, herbeigeführt wird. Ausdehnung und Zusammenziehung gehen also unabhängig von der Ernährung vor sich und werden von rein mechanischen Kräften bestimmt. Diese Annahmen sind geeignet, die ganze Darstellung der Ursachen der Metamorphose in ihrem Wert wesentlich herabzusetzen.

Auch in der weiteren Darstellung sehen wir das biochemische Moment gegenüber dem mechanischen zurücktreten. Im § 81 wird gelegentlich der Fruchtbildung neben der „Ausdehnung" der Rolle der „reineren Luftarten" gedacht. Es heißt dort: „Die letzte und größte Ausdehnung, welche die Pflanze in ihrem Wachstum vornimmt, zeigt sich in der Frucht. Sie ist sowohl an innerer Kraft als äußerer Gestalt oft sehr groß, ja ungeheuer. Da sie gewöhnlich nach der Befruchtung vor sich geht; so scheinet der nun mehr determinirte Same, indem er zu einem Wachsthum aus der ganzen Pflanze die Säfte herbeyziehet, ihnen die Hauptrichtung nach der Samenkapsel zu geben, wodurch denn ihre Gefäße genährt, erweitert, und oft in dem höchsten Grade ausgefüllt und ausgespannt werden. Daß hieran reinere Luftarten einen großen Anteil haben, läßt sich schon aus dem vorigen schließen und es bestätigt sich durch die Erfahrung daß die aufgetriebnen Hülsen der Colutea reine Luft enthalten." Diese Anspielung auf die Kohlensäureassimilation wird allerdings am falschen Ort gemacht. G o e t h e ist zwar von der in ihren Ur-

anfängen steckenden Lehre von der Kohlensäureassimilation überzeugt, zugleich aber auch durch die neuen Tatsachen verwirrt!

Der höchste Grad der Zusammenziehung wird bei der Samenbildung erreicht (§ 83). Hier berührt Goethe auch die Frage der Vielgestaltigkeit der Früchte (Heterokarpie) bei *Calendula*, die er ebenfalls mit der „Zusammenziehung" in Zusammenhang bringt. Es ist von Interesse, darauf hinzuweisen, daß nach unseren heutigen Kenntnissen auch die Heterokarpie allem Anschein nach auf Unterschieden in der Ernährung beruht.

Obwohl Goethe die Bildung organischer Substanz durch die Blätter berücksichtigt, scheint er der Bedeutung der organischen Ernährung und ihrer grundsätzlichen Verschiedenheit von der Bodenernährung nicht voll bewußt zu sein. Denn bei der nunmehr erfolgenden Behandlung der Knospen und deren Entwicklung sagt er: § 89. „Das Auge bedarf keiner Cotyledonen; weil es mit seiner schon völlig organisirten Mutterpflanze zusammenhängt, und aus derselbigen, so lang es mit ihr verbunden ist, oder, nach der Trennung, von der neuen Pflanze auf welche man es gebracht hat; oder durch die alsobald gebildeten Wurzeln, wenn man einen Zweig in die Erde bringt, hinreichende Nahrung erhält." Er kennt also die Bedeutung der Kotyledonen für die Ernährung des Keimlings, stellt aber die Ernährung durch Kotyledonen mit der Ernährung durch die Wurzeln auf die gleiche Stufe, was allerdings mit seiner bereits besprochenen[1]) Anschauung, daß die Kotyledonen mit einer „rohen Materie" — d. s. Stoffe mit vorwiegend anorganischer Zusammensetzung — vollgestopft sind, übereinstimmt. Die Begründung, daß die Knospen auch selbst dann keiner Kotyledonen bedürfen, wenn Zweige als Stecklinge in die Erde gebracht werden, weil sie durch bald erfolgende Bewurzelung hinreichende Nahrungsstoffe erhalten, ist vollständig haltlos, denn bei den Keimlingen tritt eine solche Bewurzelung erst recht ein, und zwar vor der Bildung des oberirdischen Stengels.

Seinen Betrachtungen hat Goethe zunächst (§ 1—83) die ununterbrochene Entwicklung der einjährigen Pflanzen zugrunde gelegt. Die Entstehung von Blüten aus bereits geschlossenen Knospen macht er zum Gegenstand besonderer Behandlung. Seinen diesbezüglichen Betrachtungen schickt er einiges über die Knospen und deren Entwicklung voraus; er vergleicht sie mit den Samen, und wir haben bereits gesehen, daß er bei diesem Vergleich bei den Knospen die Kotyledonen oder diesen analoge Organe vermißt und diesen Mangel durch das Fehlen eines Bedürfnisses nach solchen Organen zu rechtfertigen sucht.

Die aus den austreibenden Knospen entstehenden Blütentriebe sind nun nach Goethe „als ganze Pflanzen anzusehen". Er schreibt § 95: „Wir bemerken sehr oft, daß Stengel ohne zu einem einzelnen Blüthenstande sich lange vorzubereiten und aufzusparen, schon aus den Knoten ihre Blüthen hervortreiben,

---

[1]) Vgl. S. 167 und 169.

und so bis an ihre Spitze oft ununterbrochen fortfahren. Doch lassen sich die dabey vorkommenden Erscheinungen aus der oben vorgetragenen Theorie erklären. Alle Blumen, welche sich aus den Augen entwickeln, sind als ganze Pflanzen anzusehen, welche auf der Mutterpflanze eben so wie diese auf der Erde stehen. Da sie nun aus den Knoten reinere Säfte erhalten; so erscheinen selbst die ersten Blätter der Zweige viel ausgebildeter, als die ersten Blätter der Mutterpflanze, welche auf die Cotyledonen folgen; ja es wird die Ausbildung des Kelches und der Blume oft sogleich möglich." Die weitgehende Ausbildung der Blätter solcher Triebe oder die unmittelbare Bildung von Blüten wird auf die bessere Ernährung („reinere Säfte") zurückgeführt. Und im folgenden § 96 wird betont, daß dieselben Knospen, welche infolge der besseren Ernährung Blüten bilden, bei reichlicherer Bodenernährung vegetative Triebe gebildet hätten: „Eben diese aus den Augen sich bildenden Blüthen würden bey mehr zudringender Nahrung, Zweige geworden seyn, und das Schicksal des Mutterstengels, dem er sich unter solchen Umständen unterwerfen müßte, gleichfalls erduldet haben." Also auch hier finden wir das Prinzip der Beeinflussung der Entwicklung durch die Ernährung ausgedrückt, nur es wird hier auf die Frage, auf welche Weise die Verfeinerung der Säfte erfolgt, nicht eingegangen, sondern als bekannt angenommen, daß die „Knoten" einer Pflanze reinere Säfte abzugeben befähigt sind als das Erdreich.

Am Schlusse seiner Ausführungen geht Goethe auf die zu jener Zeit herrschende Theorie Linnés von der sogenannten Prolepsis (Anticipation) ein.[1] Diese Besprechung ist besonders deswegen von Interesse, weil sie zeigt, in welchen Punkten Goethe selbst die Vorzüge seiner Theorie gegenüber derjenigen von Linné erblickt. Merkwürdigerweise geht aber Goethe darin auf die ernährungsphysiologischen Momente gar nicht ein. Er hebt lediglich zwei Momente hervor, welche seiner Ansicht nach einem weiteren Ausbau der Linnéschen Hypothese hinderlich im Wege stehen: erstens der Umstand, daß die Prolepsis auf die einjährigen Gewächse nicht gut paßt, und zweitens die Annahme, daß die verschiedenen Organe ihren Ursprung den verschiedenen Stammteilen — wie äußere und innere Rinde, Holz, Mark — verdanken. Die dabei erfolgende Betonung, daß er — Goethe — im Gegensatz dazu die innere Rinde als den Ursprungsort sämtlicher Organe ansieht, ist aber auch ernährungsphysiologisch wichtig. Denn nur bei demselben Urgewebe kann die Hervorbringung verschiedenartiger Organe durch Verschiedenheiten in der Ernährung von weitgehender, einheitlicher Bedeutung sein. Dieser Gesichtspunkt wird allerdings von Goethe selbst nicht besonders hervorgehoben.

In der den Schluß des Werkes bildenden „Wiederholung" faßt Goethe die wichtigsten Resultate seiner Untersuchungen

---

[1]) In zwei Dissertationen 1760 und 1763 niedergelegt. (Vgl. Hansen, l. c. S. 198.)

in wenigen Worten zusammen. Hierbei berührt er den Einfluß der Ernährung mit folgenden Worten (§ 113): „...... Man kann unter verschiedenen Umständen eine Pflanze nöthigen, daß sie immerfort sprosse, man kann dagegen den Blüthenstand beschleunigen. Jenes geschieht, wenn rohere Säfte der Pflanze in einem größeren Maße zudringen; dieses, wenn die geistigen Kräfte in derselben überwiegen." Hier wird als nochmals der scharfe Gegensatz zwischen vegetativem Wachstum und Blütenbildung in Beziehung zu der Beschaffenheit des Nahrungssaftes gebracht; für die Blütenbildung ist das Überwiegen der verfeinerten Säfte über die roheren, also für die Entscheidung, ob vegetatives Wachstum oder Blütenbildung, das quantitative Verhältnis dieser beiden Stoffkategorien maßgebend. Daß Goethe hier unter „geistigen Kräften" die sonst von ihm als verfeinert bezeichneten Säfte versteht, kann dem ganzen Zusammenhange nach keinem Zweifel unterliegen.[1])

* * *

Nachdem wir im Vorstehenden die Gedanken Goethes über die Ursachen der Metamorphose der Pflanze näher erörtert haben, können wir folgende zwei Hauptpunkte feststellen:

I. Der ganzen Behandlung der Metamorphose wird der Gedanke zugrunde gelegt, daß die Form der Organe von der Ernährung abhängt. Nach Goethe ist der Vegetationspunkt einer Pflanze befähigt, alle bei dieser Art vorkommenden Organe zu bilden; die Entscheidung darüber, welches Organ jeweils gebildet wird, hängt von der Zusammensetzung der Nährstoffe, welche den Vegetationspunkt ernähren, ab.

II. Die Ernährung des Vegetationspunktes wird ihrerseits sowohl von außen (so durch reichliche Wasserzufuhr, Düngung, Kultur in einem größeren oder kleineren Topf), wie durch die Tätigkeit der vorher gebildeten Organe (so durch mechanische Filtration und Produktion organischer Substanz durch die chemische Tätigkeit der Blätter) beeinflußt.

Vergleichen wir diese beiden Grundgedanken mit den von uns oben besprochenen Ansichten von Sachs, so können wir eine vollständige Übereinstimmung feststellen: Der Grundsatz, daß die Form vom Stoff, d. h. von der Ernährung abhängt, für den Sachs — seiner Ansicht nach zum ersten Male — eintritt. Daß dies nahezu ein Jahrhundert später nach Erscheinen

[1]) Die Ansicht Hansens (a. a. O. S. 88, Anm. 1), daß Goethe geistige Kräfte das nennt, was man heute unter „inneren" Kräften oder Ursachen in den Pflanzen versteht, ist nicht aufrecht zu erhalten. Denn die ganze Darstellung Goethes beruht auf dem Prinzip, daß die Metamorphose mit Änderungen der Beschaffenheit der Nahrungssäfte zusammenhängt, und zwar wird es zwischen rohere und verfeinerte (oder reinere oder unverfälschte) Säfte unterschieden, während unter „inneren Kräften" oder Ursachen ganz undefinierbare Dinge in meist stark vitalistischem Sinne verstanden werden.

des Werkes Goethes notwendig war, ist ein Umstand, der den Maßstab dafür abgibt, auf wie hohem wissenschaftlichem Niveau Goethe steht, der sich diesen Grundsatz als selbstverständlich zu eigen macht. Die weitere konsequente Durchführung dieses Grundsatzes, nämlich die Annahme, daß die während der Entwicklung auftretenden, der Form nach verschiedenen Organe mit einer fortschreitenden Veränderung in der Ernährung Hand in Hand gehen, entspricht ebenfalls einem ganz modernen Geist. Für die Veränderung des Nahrungssaftes macht Goethe die Tätigkeit der bereits gebildeten Organe verantwortlich. Dieselben wirken erstens als Filter und dann als Werkstätten für die Bildung organischer Substanz. Da die Filtration rein mechanisch gedacht ist, so wird buchstäblich jedes Organ für die Ausbildung des unmittelbar nächstfolgenden verantwortlich gemacht, eine Annahme, die — wie wir bereits gesehen haben[1]) — nicht zutreffend ist. Das Prinzip der Bedeutung der vorhergehenden Organe der Pflanze für die Formbildung der nächstfolgenden hat aber volle Gültigkeit; es wurde in neuerer Zeit zum ersten Male ebenfalls von Sachs eingehend gewürdigt. Derselbe schreibt — wie bereits Hansen hervorgehoben hat[2]) — in der ersten Vorlesung seiner Pflanzenphysiologie[3]), daß die „materielle Substanz eines Organes selbst wieder das Resultat der physiologischen Tätigkeit der vorausgehenden Organe derselben Pflanze ist ......; jedes folgende Organ ist das Resultat der stoffbildenden Tätigkeit der vorausgehenden Organe.“ Die Annahme Goethes von der Filtration ist allerdings irrig, aber der Hinweis auf die Assimilationstätigkeit der Blätter als Moment, welches für die Verfeinerung der Säfte in Betracht gezogen wird, ist besonders hoch zu bewerten. Die ganze Anschauung, daß die Änderung des Nahrungssaftes in einer einfachen Verfeinerung, und nicht in einer prinzipiellen Veränderung desselben durch Bildung besonderer, neuer Stoffe besteht, steht sogar auf einem höheren Niveau als die von Sachs, der zuerst für jedes Organ besondere, spezifisch verschiedene Stoffe annahm.[4]) Die bereits besprochene moderne Anschauung[5]), daß für die Heterophyllie und die Blütenbildung keine besonderen Stoffe, sondern die quantitative Zusammensetzung des Nahrungssaftes, und zwar das Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen maßgebend ist, deckt sich im Prinzip mehr mit der von Goethe als mit der von Sachs. Eine weitgehende Übereinstimmung ist auch darin zu erblicken, daß Goethe auch die Photosynthese als ein für die Verfeinerung der Säfte ins Gewicht fallende Moment ansieht. Die von ihm gemachte Scheidung zwischen „roheren“ und „verfeinerten“ Säften, der Gegen-

---

[1]) Vgl. S. 174.
[2]) Hansen, a. a. O., S. 98.
[3]) Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. 2. Aufl. Leipzig 1887. S. 11—12.
[4]) Vgl. S. 161 ff.
[5]) Vgl. S. 163 ff.

satz zwischen Bodenernährung und Stoffbildung durch die Blätter, stimmen mit der modernen Anschauung vollkommen überein, während Sachs im Gegensatz dazu die Bedeutung der ganzen Stoffmasse, der Produkte der Assimilation leugnet.[1]) Wir haben allerdings gesehen[2]), daß bei Goethe die Scheidung der beiden Kategorien von Stoffen nicht überall konsequent durchgeführt wird, und daß das volle Bewußtsein der prinzipiellen Verschiedenheit dieser Stoffe fehlt. Das ist aber durchaus verständlich, denn der damalige Stand der Wissenschaft ließ eine solch weitgehende Vertiefung nicht zu. Daß Goethe überhaupt die kaum auftauchenden ersten Arbeiten über Assimilation des atmosphärischen Kohlendioxyds für seine Theorie nutzbar machte, ist eine Leistung, zu welcher nur ein großes Genie befähigt ist.

Die Größe der Leistung Goethes können wir aber erst dann voll würdigen, wenn wir die zu jener Zeit herrschenden Ansichten in Betracht ziehen. Als solche können wir die Hypothesen Linnés ansehen, auf die — wie wir gesehen haben[3]) — Goethe selbst Bezug nimmt. Von einer näheren Analyse der Linnéschen Ansichten will ich Abstand nehmen um so mehr, als dies bereits von Hansen[4]), auf dessen Ausführungen ich verweisen möchte, eingehend geschehen ist. Hier sei nur kurz die prinzipielle Frage des Einflusses der Ernährung auf die Blütenbildung erörtert. Die von Goethe in § 30 seines Werkes erwähnte Erfahrung der Gärtner, daß reichliche Bodenernährung das vegetative Wachstum fördert, das Blühen dagegen verhindert, wurde auch von Linné in Betracht gezogen. Eine richtige Einschätzung dieser Tatsache war indessen bei Linné nicht möglich, da er nur die Bodenernährung kannte und sich eine zu grobe Vorstellung von der Organbildung machte. Nach ihm entstehen die verschiedenen Organe aus den verschiedenen Teilen des Stammes, so die Blätter aus der äußeren Rinde, die verschiedenen Blütenteile aus den inneren Schichten des Stammes und aus dem Mark, dem für die Blütenbildung eine besonders wichtige Stellung eingeräumt wird. Bei der Blütenbildung erfolge ein Durchbruch der Rinde und auf diese Weise gelangen die blütenbildenden, inneren Schichten an die Oberfläche. Widersteht die Rinde einem solchen Durchbruch, so unterbleibt die Blütenbildung. Für diese letztere ist demnach die Widerstandsfähigkeit der Rinde maßgebend, und diese Widerstandsfähigkeit wird von der Ernährung beeinflußt. Bei dürftiger Ernährung[5]) wird die Rinde brüchig und leicht von dem nach außen strebenden Mark durchbrochen; bei reichlicher Ernährung wird sie elastischer und widerstandsfähiger. Demnach ist nach Linne für die

[1]) Vgl. S. 161.
[2]) Vgl. S. 176.
[3]) Vgl. S. 177.
[4]) a. a. O., S. 198—219.
[5]) Für die Ernährung der Pflanze kommt für Linné selbstverständlich nur die Aufnahme durch die Wurzeln in Betracht.

Blütenbildung nicht die Qualität oder die quantitative Zusammensetzung, sondern einzig und allein die absolute Quantität der Nährstoffe von Bedeutung.

Wir sehen also, daß Linné auf einem prinzipiell vollständig anderen Standpunkt steht, als Goethe.[1]) Daß sich Goethe von diesen Ideen frei hält und neue Gesichtspunkte geltend macht, die im wesentlichen auch heute noch Gültigkeit haben, oder vielmehr erst durch Forschungen der neueren Zeit zur Geltung gelangt sind, darin liegt das Hauptverdienst der Goetheschen Schrift. Wenn dieselbe — was den physiologischen Teil anbelangt — ohne Einfluß auf den Fortschritt der Wissenschaft blieb, so war nicht Goethe, sondern der Stand der Wissenschaft auch mehrere Dezennien nach dem Erscheinen jenes Buches daran schuldig. Was das große Genie ahnte, konnte erst allmählich durch mühsame exakte Forschung Schritt für Schritt erkämpft werden. Viele Irrwege wurden dabei betreten, der rechte Weg oft verlassen. Eine verhängnisvolle Ablenkung von der durch die grundlegenden Untersuchungen von Ingenhousz, Senebier und de Saussure gebrochene Bahn von der Erkenntnis der Photosynthese, welche erst in den vierziger Jahren durch Liebig endgültig wettgemacht werden konnte, führte allein zu einem auf Jahrzehnte hinaus die Wissenschaft hemmenden Rückgang. Heute können wir rückschauend beurteilen, welcher Weg zum heutigen Stand führte und welcher ein Irrweg war. Auch Goethe hatte Irrwege betreten, aber der Genius hatte die Richtung eingeschlagen, in welcher nach unserer heutigen Orientierung das Ziel zu suchen ist.

---

[1]) Ich möchte hier noch darauf hinweisen, daß auch Caspar Friedrich Wolff, der mit seiner Theoria generationis (1759) als der Vorläufer Goethes in der Metamorphoselehre gilt, zur Erklärung der Blütenbildung aus den sonst blattbildenden Vegetationspunkten die Ernährung in Betracht zieht. Doch ist auch die Anschauung dieses Forschers eine ganz andere, und zwar eine primitivere als die Goethes. Blüten werden nach Wolff bei schwacher Ernährung der Vegetationspunkte gebildet, welche dadurch zustande kommt, daß mit fortschreitender Entwicklung der Zustrom von Nährstoffen infolge immer mehr mangelhaft werdender Leitungsfähigkeit der Gefäße immer geringer wird (vegetatio languescens). Der prinzipielle Unterschied in der Anschauung Wolffs von derjenigen Goethes liegt demnach hauptsächlich darin, daß nach Wolff (ähnlich wie nach Linné) nicht die Beschaffenheit, sondern die absolute Quantität der Nährstoffe für die Formbildung verantwortlich ist. Sämtliche Organe werden aus demselben Nährstoff gebildet. Es liegt also der ganzen Anschauungsweise ein ganz anderes Prinzip zugrunde.

# Beiträge zur Kenntnis der Ablösungseinrichtungen der Kompositenfrüchte.

(Aus dem botanischen Institut der deutschen Universität in Prag.)

Von

**Dr. Albin John.**

(Mit 25 Abbildungen im Text.)

## 1. Einleitung.

Die vorliegende Abhandlung enthält die Ergebnisse einer näheren Untersuchung der Entwicklungsgeschichte und der anatomischen Verhältnisse sowie der biologischen Vorgänge, welche bei der Ablösung einiger Kompositenfrüchte beachtenswert erscheinen. In dieser Beziehung hat bereits Nissen[1]) in seinen „Untersuchungen über den Blütenboden der Kompositen" die Vorarbeiten geliefert, worin er auf die Veränderungen hinweist, die der Blütenboden der Kompositen zur Zeit der Fruchtreife erfährt und zugleich auf die Einschnürung aufmerksam macht, welche die Abtrennungsstelle der Achäne vom Fruchtboden andeutet.

Zur Untersuchung wurden meist halbreif ausgebildete Früchte, teils auch Fruchtknoten einer in vollster Blüte stehenden Pflanze, teils Fruchtknoten kurz nach der Blütezeit gewählt. In Fällen, wo die Veränderungen der Abtrennungsstelle zur Zeit der Fruchtreife einer besonderen Betrachtung in anatomischer Hinsicht unterzogen werden mußten, kamen völlig reife Stadien zur Untersuchung.

Es war vorauszusehen, daß sich die eigenen Untersuchungen über die Ablösung der Kompositenfrüchte in ihren anatomischen Ergebnissen wesentlich jenen nähern mußten, welche durch die Untersuchungen Molischs[2]) über den Laubfall und Ku-

[1]) Nissen, J., Untersuchungen über den Blütenboden der Kompositen. [Diss.] Kiel 1907. 52 S.

[2]) Molisch, H., Untersuchungen über Laubfall. (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Abt. 1. Bd. 103. 1886.)

barts[1]) über die Ablösung der Blumenkorollen festgestellt wurden. Auch bei den Achänien der Kompositen konnte meistens ein typisch entwickeltes Trennungsgewebe zu ihrer mechanischen Ablösung erkannt werden. Soweit die Untersuchung gezeigt hat, dient öfters als unmittelbare Ursache der Abtrennung die Lockerung und Austrocknung der Zellen des Trennungsgewebes, da durch die mechanische Einwirkung des Windes, welchem die Flugvorrichtungen des Achäniums oft vorzügliche Angriffsflächen bieten, leicht die Zerreißung der vertrockneten Gewebe und der verholzten Gefäßbündel erfolgen kann.

## 2. Entwicklung und anatomische Beschaffenheit des Trennungsgewebes.

### (An Taraxacum officinale Web. dargestellt.)

Das Trennungsgewebe der Kompositenfrüchte ist wie jenes der Laubblätter und Blumenblätter gestaltet und besteht aus einer Schicht von meist 2—5 Lagen Parenchymzellen mit Interzellularräumen, wodurch ein lockeres Gefüge zustande kommt.

Zum Studium der Entwicklungsgeschichte des Trennungsgewebes wurde zunächst als leicht zu beschaffendes und bekanntes Objekt *Taraxacum officinale* Web. gewählt. Von diesem wurden zuerst junge Blütenköpfchen genommen, die noch in der Blattrosette mit stark verkürztem Schafte aufsaßen. Der Längsschnitt durch den Grund eines solchen Fruchtknotens (Fig. 1) zeigt, daß die später so deutlich ausgeprägte Einschnürung zwischen Frucht und Fruchtboden frühzeitig angelegt wird. Sie markiert die Trennungsstelle (Fig. 1 Tr.). Das in Bildung begriffene Trennungsgewebe besteht aus fast isodiametrischen Zellen und hat eine Mächtigkeit von 2—3 Zellschichten. Auch das angrenzende Gewebe ist aus ähnlich gestalteten Zellen zusammengesetzt und erschwert dadurch das Erkennen des eigentlichen Trennungsgewebes. Die Epidermis des Blütenbodens und Fruchtknotens ist noch recht unentwickelt. Vom Blütenboden aus führt ein Gefäßbündelstrang die nötigen Nährstoffe zur Blüte. Dieser gemeinsame Strang verzweigt sich eine kurze Strecke oberhalb der Eintrittsstelle in den Fruchtknoten (Fig. 1, G.).

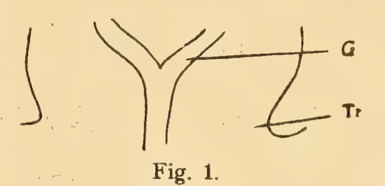


Fig. 1.

Zur Zeit der Entfaltung der Blüte hat die Einschnürung schon weiter vorgegriffen und die Zellen der Trennungsschicht (Fig. 2 und 3, Tr.) sind deutlich an ihrer isodiametrischen Form erkennbar. Von ihnen heben sich die Zellen des Blütenbodens ab (Fig. 3, Bl.).

[1]) Kubart, B., Die organische Ablösung der Korollen nebst Bemerkungen über die Mohlsche Trennungsschicht. (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien 1906.)

Weitere bemerkenswerte Unterschiede finden wir im fast reifen Fruchtzustande, in dem der Embryo bereits eine Differenzierung seiner Gewebesysteme und Anlage der Organe zu erkennen gibt. Man sieht die beiden Kotyledonen und die Wurzel mit der Wurzelhaube. Dann hat sich das Achänium mit einzelligen, stark verdickten Zackenhaaren (Fig. 3, H.) bedeckt, die Schwere[1]) erwähnt. Mit ihrem basal verbreiterten Ende sitzen diese dickwandigen Haare parenchymatischen, vielfach durchlöcherten Perikarpzellen (Fig. 3, P Z.) auf und laufen terminal in eine nach dem oberen Ende der Frucht gerichtete Spitze

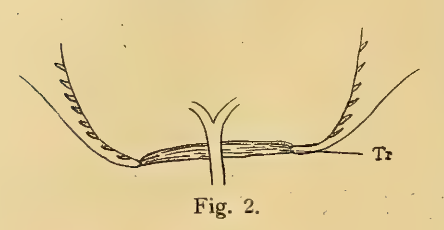



Fig. 2.

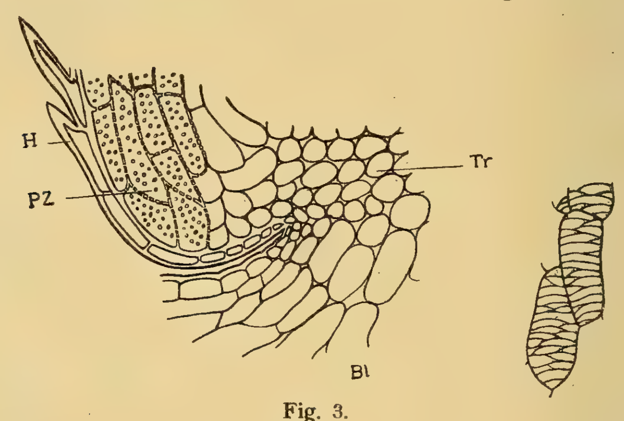



Fig. 3.

aus. Infolge der starken Zellwände ist das Lumen dieser Haare stark reduziert. Sie dienen als Ankerorgane zum Festhalten des Achäniums am Boden. Insbesondere fällt diese Aufgabe den mehrzelligen Widerhaken am terminalen Ende der Frucht zu, welche selbst auch noch solche Zackenhaare tragen.

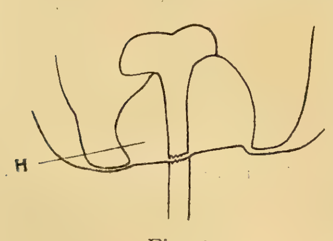



Fig. 4.

Erst bei völlig reifen Früchten lassen sich weitere Veränderungen des Trennungsgewebes beobachten. Die Zellen desselben und das darüber befindliche Gewebe bis zur Verzweigung des Gefäßbündels gehen aus dem Verbande oder schrumpfen infolge Eintrocknung zusammen, so daß ein Hohlraum (Fig. 4, H) entsteht, der vom Gefäßbündel durchsetzt wird. Infolge des ausgebildeten Pappus

[1]) Schwere, Siegfried, Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Kompositen. (Flora. 1896. S. 59.)

bietet der ganze Fruchtstand dem Winde eine große Angriffsfläche dar und dieser Umstand führt zum Abreißen des Achäniums, denn das vollständig verholzte Gefäßbündel besitzt jetzt einen geringen Widerstand und reißt an der Insertionsstelle am Fruchtboden ab (Fig. 4).

Ähnliche Entwicklungen des Trennungsgewebes und der schließlichen Ablösung finden bei *Arnica, Aster, Erigeron, Hieracium, Mulgedium, Petasites, Senecio, Tussilago* u. m. a. statt.

## 3. Typen.

An dem vorliegenden Material lassen sich nach Ausbildung des Trennungsgewebes, nach der Entwicklung des unteren Teiles des Fruchtknotens und der Frucht, nach der Ablösung und den anatomischen Verhältnissen des Blüten- und Fruchtbodens mehrere Typen aufstellen, welche die systematische Gliederung rechtfertigen und daher für dieselbe mit als Stützpunkte dienen können. Es wurde die ursprünglich gewählte rein systematische Zusammenstellung nach Hoffmann[1]) fallen gelassen.

### I. Taraxacum-Typus.

Die nähere Beschreibung desselben ergibt sich aus den oben erwähnten Angaben über *Taraxacum officinale*. Zu diesem Typus gehört die größte Anzahl der untersuchten Arten, doch ist trotz der Ähnlichkeit die individuelle Eigenart gewahrt. Bei den meisten läßt sich ein eigenes Trennungsgewebe feststellen, besonders bei jenen, die mit breiter Basis des Fruchtknotens oder der Frucht dem Blüten- beziehungsweise Fruchtboden aufsitzen.

Zu diesem Typus können folgende Vertreter gerechnet werden:

*Bellis, Matricaria, Chrysanthemum, Eupatorium, Helichrysum, Lapsana, Helminthia, Mulgedium, Lactuca, Helenium, Hieracium, Taraxacum, Tragopogon, Scorzonera, Arnica, Ligularia, Senecio, Hedypnois, Buphthalmum, Rudbeckia, Actinomeris, Coreopsis, Anthemis, Carduus, Cirsium, Onopordon, Carlina, Barnadesia, Calendula, Stokesia.*

*Bellis perennis* L. bereitet bei der Untersuchung einige Schwierigkeiten, da sich ein Längsschnitt durch eine reife Frucht und den Fruchtboden zugleich nicht herstellen läßt, denn das reife Achänium löst sich zu leicht vom Fruchtboden los. Selbst der Fruchtknoten zeigt eine sehr geringe Verbindung mit dem Blütenboden. Es gelang daher nur ein Längsschnitt durch den Fruchtknoten und den Blütenboden. Ein solcher Schnitt zeigt uns unter dem Mikroskop den Fruchtknoten auf kleinen stufenförmigen Vorsprüngen des halbkugeligen, später kegelförmigen

[1]) Hoffmann, O., Compositae. (Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfamil. T. IV. 5. Abt. Leipzig 1889.)

Blütenbodens. Die ringförmige Einschnürung (Fig. 5, E.) am Grunde des Fruchtknotens deutet die Abtrennungsstelle der Frucht an. Hier ist auch ein eigenes Trennungsgewebe (Fig. 5, Tr.) aus Parenchymzellen angelegt, das später die Frucht von den Fruchtboden scheidet. *Bellis* liefert das Beispiel der schwächsten Verbindung zwischen Fruchtknoten und Blütenboden, es stellt das Anfangsglied des *Taraxacum*-Typus vor, der mit *Onopordon* endigt und als Anhangsglieder *Calendula* und *Stokesia* aufweist. *Onopordon* und die nächsten Glieder der Reihe zeigen als Gegensatz eine kräftig ausgebildete Verbindung, da der Fruchtknoten mit breiter Basis dem Blütenboden aufsitzt.

Zur Reifezeit runden sich die Zellen des Trennungsgewebes von *Bellis* noch mehr ab, treten so aus dem Verbande und bedingen deshalb die Ablösung der Frucht. Zugleich strahlen die Hüllschuppen sternförmig vom gemeinsamen Fruchtboden aus und bilden einen Behälter, in welchem sich die abfallenden Achänien sammeln. Wind und Regen sind schließlich die mechanischen Ursachen für die Loslösung und Verstreuung in der nächsten

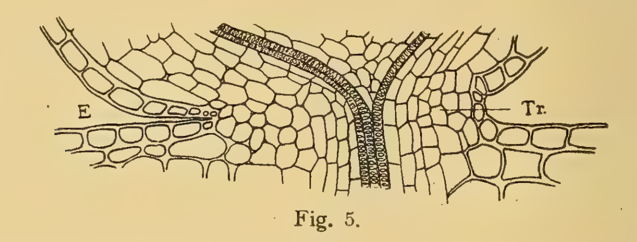



Fig. 5.

Umgebung, was bei der Kleinheit der Achänien sehr gut möglich ist.

In bezug auf die Größe der Frucht sowie den Zusammenhalt zwischen Fruchtknoten (Frucht) und Blütenboden (Fruchtboden) reiht sich an *Bellis Matricaria chamomilla* L. an. Doch greift der die Abtrennungsstelle bezeichnende Einschnitt (Fig. 6, E.) nicht allseitig gleich tief ein und ist auf der gegen die Basis des Köpfchens gelegenen Seite tiefer. Ein scharf ausgeprägtes Trennungsgewebe fehlt. Für die Pflanze ist aber gerade dieser schwache Zusammenhang zwischen Frucht und Fruchtboden von großer Bedeutung, weil sie in ihrer Verbreitung an den Wind angewiesen ist[1]), der die kleinen Früchte verweht. Da ihm aber weiter keine Angriffsfläche, wie Pappus, Flügel u. a. von den Früchtchen dargeboten wird, wäre bei gutem Festhalten des Achäniums am Fruchtboden eine leichte Loslösung nicht möglich und dadurch die Verbreitung in Frage gestellt.

Wir treffen also bei diesem Vertreter ähnliche Verhältnisse wie bei *Bellis*, doch treten auch individuelle Unterschiede auf, die für *Matricaria* charakteristisch sind und zur Erkennung der

[1]) Hildebrand, F., Über die Verbreitungsmittel der Kompositenfrüchte. (Bot. Zeitg. 1872. S. 1.)

Achänien führen[1]). An der Rückseite der Frucht verlaufen fünf Rippen, welche durch ein besonders entwickeltes Gewebe der Fruchtwand entstehen und durch abweichend gestaltete, schlanke Zellen (Fig. 6, Z) nach außen abgeschlossen werden. Diese Zellen sitzen reihenweise dem Fruchtknoten und der Frucht in der Längsrichtung auf, aber nicht nur den fünf Rippen der Rückseite, sondern auch auf der Vorderseite. Sie scheiden den Schleim ab, der die reife, befeuchtete Frucht überzieht. Sie sind äußerst hygroskopisch. Wird daher der Querschnitt eines Achäniums mit dem Mikroskop betrachtet und diesem Schnitt Wasser zugesetzt, so quellen die vorhin erwähnten Zellen rasch auf. Ihnen kann eine doppelte Bedeutung beigemessen werden. Sie halten in den Früchten dieser Pflanze, welche feuchte Stellen bevorzugt, das aufgenommene Wasser fest und führen so die Lösung der Nährstoffe der Frucht und die Keimung herbei.

Charakteristisch sind noch die zweizellreihigen, köpfchenförmigen Drüsenhaare, deren Sekret *Matricaria* den bekannten Wohlgeruch verleiht.

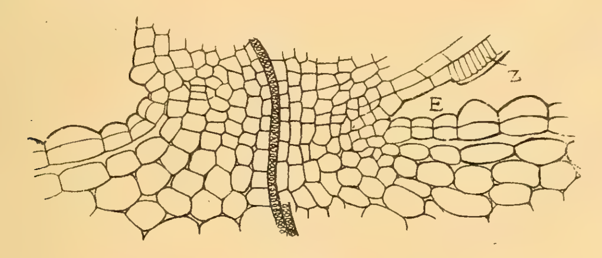



Fig. 6.

Der nahezu flach verbreitete Blüten- und Fruchtboden der verwandten *Chrysanthemum*-Arten bedingt auch eine regelmäßige Ausbildung des Fruchtknotens und der Frucht, deren Insertion daher nichts Besonderes aufweist. Das Trennungsgewebe an der schwachen Einschnürungsstelle des Fruchtknotens besteht aus einer zwei bis drei Zellen mächtigen Schicht. Sie sind im Verhältnis zu den Nachbarzellen etwas kleiner und mit ihrer Längsrichtung horizontal gelagert, so daß sie sich von ihrer Umgebung deutlich abheben. Die Zellen des Fruchtknotens sind nämlich mit ihrer längeren Achse dazu senkrecht gestellt. Diese Eigentümlichkeiten finden sich bei *Chr. achilleae* L. und *Chr. corymbosum* L. Ihnen gegenüber zeigt *Chr. leucanthemum* L. eine bedeutende Differenzierung in der Ausbildung und Größe der Epidermiszellen des Blüten- und Fruchtbodens, welche wie bei *Inula hirta* und *I. salicina* (Fig. 18) beschaffen sind und daher, mikroskopisch betrachtet, schwach ausgebildete Alveolen zeigt. Diese Alveolen werden fast nur von den genannten Zellen gebildet. Zu ihnen gesellen sich öfters darunterliegende Zellen des Blüten- und

[2]) Hoffmann, O., Compositae. (Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfamil. Leipzig 1889.)

Fruchtbodens. Entsprechend der Kleinheit der Frucht ist kein typisch ausgebildetes Trennungsgewebe wahrnehmbar, das trotzdem genügt, um zur Reifezeit das Achänium aus dem Verbande der Pflanze zu lösen. Die zehn Rippen an der Frucht werden durch parenchymatische Elemente gebildet, zu denen noch ähnlich gestaltete Abschlußzellen kommen, wie wir sie schon bei *Matricaria Chamomilla* (Fig. 6, Z.) gesehen haben. Durch die weiße Farbe heben sich die Rippen von den übrigen dunklen Teilen ab. Auch an ihnen merkt man die hygroskopische Eigenschaft, die an den Zellen von *Matricaria* wahrgenommen wurden.

Trennungsgewebe konnten noch bei *Chrys. frutescens, Chr. inodorum, Chr. praealtum, Chr. macrophyllum* und *Chr. coronarium* nachgewiesen werden, ohne jedoch bemerkenswerte und eventuell systematisch verwertbare Unterschiede feststellen zu können. Nur bei *Chr. coronarium* verjüngt sich der Fruchtknoten plötzlich an der Insertionsstelle. Trotzdem ist diese noch kräftig und bedingt die Ausbildung eines Trennungsgewebes aus lockerem

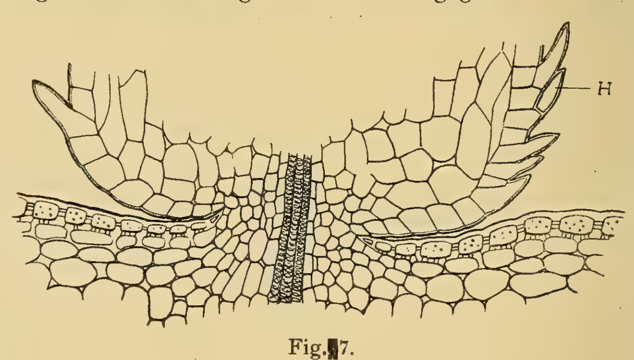



Fig. 7.

Parenchym, das vom Rande der Anwachsungsstelle des Fruchtknotens (der Frucht) gegen das Zentrum hin etwas tiefer in den Blütenboden eingreift und daher muldenartig ist.

Bei *Eupatorium cannabinum* L. ist die Verbindung zwischen Frucht und Fruchtboden schwach entwickelt, weist aber im übrigen eine große Ähnlichkeit mit den oben besprochenen auf. Das zentral in die Frucht führende Gefäßbündel, welches nach Nissen[1]) aus der Vereinigung von 3 bis 4 Leitbündeln entstanden ist, wird an der Insertionsstelle nur von wenigen Zellen begleitet. Außerdem findet sich hier noch eine verhältnismäßig tiefe ringförmige Einschnürung. Diese Umstände bewirken eine leichte Ablösung der Frucht, die durch den Pappus eine wirksame Unterstützung erfährt. Als bezeichnend für diese Art gelten die Zellen des Blüten- respektive Fruchtbodens. Sie sind als Epidermiszellen mit starken Wandungen versehen, die an den Seiten- und Basiswänden Tüpfel tragen (Fig. 7). Allseits poröse Zellen befinden sich auch noch unter der Epidermis, welche an der Einfügungsstelle des Fruchtknotens mächtiger entwickelt sind.

[1]) Nissen, J., Untersuchungen über den Blütenboden der Kompositen.

Durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Professors Dr. Günther Ritter Beck von Mannagetta und Lerchenau war es mir möglich, den Fruchtknoten von *Eup. Weinmannianum* Regel u. Koern. = *micranthum* Lew. zu untersuchen. Von dieser in Mexiko einheimischen Pflanze konnten nur Fruchtknotenlängsschnitte gemacht werden, da diese Pflanze bisher im Glashause des botanischen Gartens der deutschen Universität in Prag nicht zur Fruchtreife gelangt ist.

Auch bei dieser Pflanze ist ähnlich wie bei *Eup. cannabinum* der Zusammenhang zwischen Fruchtknoten und Blütenboden ein äußerst schwacher und beschränkt sich nur auf ein Gefäßbündel mit wenigen Begleitzellen (Fig. 7). Jedoch treten als Charakteristikum zweizellige Borstenhaare (Zwillingshaare) an der Fruchtknotenwand auf, die in ihrer Längsrichtung miteinander verwachsen sind und an der Verwachsungsstelle durch Poren kommunizieren (Fig. 7, H.).

Diesem Vertreter schließt sich *Heliotropum bracteatum* Andr. an, zeigt aber keine besonders hervorstechenden Merkmale.

Dagegen gibt *Lapsana grandiflora* Bieb. ein klassisches Beispiel eines vorzüglich ausgebildeten Trennungsgewebes. Dazu gesellt sich noch eine tiefe Einschnürung, die nur eine schwache Verbindung zwischen Fruchtknoten und Blütenboden gestattet. In der nächsten Umgebung der Insertionsstelle sind die Zellen des Blütenbodens gegen den Fruchtknoten hin langgestreckt, die an der Einschnürungsstelle ganz unvermittelt in die isodiametrischen Zellen des Trennungsgewebes übergehen. Dieses erreicht eine Mächtigkeit von drei bis vier Zellen. Die Epidermiszellen des Blütenbodens heben sich von den anderen Zellen durch ihre Verdickung sowohl an der Außen- als auch Innenwand hervor und bieten so ein Kollenchymgewebe dar.

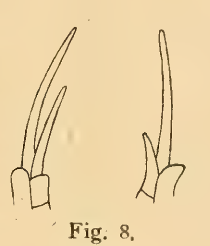


Fig. 8.

Ähnliche Verbindungen zeigen die untersuchten *Picris*-Arten: *Picris hispidissima* Koch. und *P. echioides* L. = *Helminthia echioides* Gärtn. Individuelle Verschiedenheiten sind aber vorhanden. *P. hispidissima* zeigt im Fruchtboden Alveolen, die mit freiem Auge als kleine Vertiefungen wahrgenommen werden. Bei *P. echinoides* wurden sie nicht festgestellt. Dagegen finden sich auf dem Blütenboden eigentümliche Haare (Fig. 8), die sich terminal in zwei bis drei Haare auflösen.

Ähnlich wie *Lapsana* zeigt auch *Mulgedium prenanthoides* DC. im Blüten- und Fruchtboden langgestreckte Zellen, die mit ihrer Längsachse dem Fruchtknoten zustreben und machen an der Einfügungsstelle desselben am Blütenboden dem isodiametrischen Parenchym des Trennungsgewebes Platz. Sonstige wertvolle Anhangspunkte sind nicht wahrnehmbar.

*Lactuca perennis* L., *Hieracium vulgatum* Fries., *H. silvaticum*, *H. pilosella*, *Senecio Othonnae* Bieb., *Senecio subalpinus* Koch und

*Ligularia macrophylla* DC. bieten nur Beispiele für einen sehr schwach entwickelten Zusammenhang zwischen Frucht und Fruchtboden und bilden so den Übergang zu den Hauptvertretern dieses Typus, zu *Taraxacum, Tragopogon, Scorzonera, Arnica.* Mit dem Mikroskop betrachtet, sitzt der Fruchtknoten und die reife Frucht von *Tragopogon* etwas schief auf dem Blütenboden auf. Die Abtrennungsstelle des Achäniums ist auch hier durch eine Einschnürung gekennzeichnet, die im Verhältnis zur Größe der Frucht tief eingreift. Zur Reifezeit treten im Trennungsgewebe die ähnlichen Veränderungen auf wie bei *Taraxacum,* die überhaupt gerade an dieser Stelle große Ähnlichkeiten aufweisen. Denn auch hier tritt ein gemeinsames Gefäßbündel vom Blüten- und Fruchtboden in die Frucht ein und verzweigt sich nach kurzem Verlaufe im Perikarp. Die Zellen zwischen der Insertion und der Teilung des Gefäßbündels in der Frucht treten zur Reifezeit derselben aus dem Verbande, die Inhaltskörper sind verbraucht und die Zellwände werden größtenteils aufgelöst. Auf diese Weise entsteht um das zentral verlaufende Gefäßbündel ein freier Raum und nur das Gefäßbündel selbst und einigermaßen die basalen Epidermiszellen der Frucht halten diese noch fest. So wird der

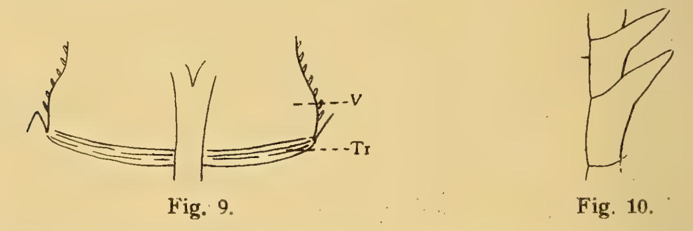


Fig. 9. Fig. 10.

Verbreitung des Achäniums durch den Wind kein großer Widerstand geleistet.

Dieselben Eigentümlichkeiten finden sich bei *Scorzonera hispanica* L., *Sc. villosa* Scop. und *Arnica montana* L.

Den Übergang zur zweiten Hälfte dieses Typus gewährt uns *Hedypnois cretica* Willd. Gewöhnlich ist der Fruchtknoten dieser Pflanze am basalen Teile etwas verbreitert, der darüber befindliche Teil verjüngt sich und ist entweder gerade gestreckt oder schwach gebogen. Unter der verbreiterten Stelle befindet sich das Trennungsgewebe (Fig. 9, Tr.), dessen Zellen sich von den langgestreckten Zellen des Fruchtknotens und den mit verdickten Wandungen ausgestatteten Zellen des Blütenbodens stark abheben. Äußerst bezeichnend für *H. cretica* sind die zahlreichen kleinen, starren Haare auf der Oberfläche des Fruchtknotens, die zur Zeit der Fruchtreife etwas größer und spitzer werden und der Frucht eine rauhe Oberfläche verleihen (Fig. 9 und 10). Diese Eigenschaft trägt zur Verbreitung und zur Verankerung des Achäniums bei.

Die Zellen der werdenden Frucht unterliegen bei der weiteren Ausbildung großen Veränderungen, da sowohl die äußerste Zell-

schicht des Fruchtbodens als auch größtenteils die den Embryo umgebenden Zellen der Fruchtwand sklerenchymatisch werden. Die Zellen des Trennungsgewebes sind ebenfalls diesem Vorgange zum Opfer gefallen und nur eine markante Linie deutet uns die Ablösungsstelle an. Sie entsteht dadurch, daß sich die teils porösen, teils langgestreckten und braunen Zellen der Frucht unmittelbar an die wohl mit starken Wandungen ausgestatteten, aber nicht porösen, farblosen Zellen des Fruchtbodens anschließen. An dieser Stelle erfolgt die Ablösung der Frucht.

Es ist also an dieser Pflanze eine Ausnahme gegenüber den bisher beobachteten Erscheinungen der Ausbildung des Fruchtknotens, der Frucht und der Ablösung wahrzunehmen. Es fehlt auch die Einschnürung an der Insertionsstelle des Fruchtknotens und der Frucht.

Dem *Taraxacum*-Typus sind auch einige Vertreter der Kompositen zuzurechnen, die Spreuschuppen tragen und mit zu den Endgliedern der Reihe gerechnet werden.

Einer näheren Untersuchung wurde *Buphthalmum salicifolium* L. und *B. speciosum* Schreb. unterzogen. Besonders im jugendlichen Zustande sitzt der Fruchtknoten mit breiter Basis dem Blütenboden auf. Später dagegen ist diese Verbindung im Verhältnis zum ausgebildeten Fruchtknoten und zur entwickelten Frucht nicht mehr so innig, trotzdem der die Abtrennungsstelle bezeichnende Einschnitt nur eine geringe Ausbildung zeigt. Dementsprechend findet man ein gut ausgeprägtes Trennungsgewebe von 4 bis 5 Zellen Mächtigkeit (Fig. 11, Tr.), die sich durch ihre isodiametrische Gestalt von den übrigen Geweben abheben.

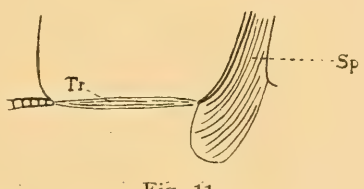


Fig. 11.

Bemerkenswert sind die rinnenförmigen Spreuschuppen, welche zu ihrem größten Teile (mit Ausnahme der nächsten Umgebung des Gefäßbündels) aus langgestreckten porösen Sklerenchymzellen bestehen. Dieses Sklerenchym besitzt seine stärkste Entwicklung an der Mittelrippe der Spreuschuppen, die an der Basis der Rinne verläuft und sich über den spreitenförmigen Teil der Spreuschuppe hinaus grannenartig verlängert.

Die Sklerenchymzellen der Spreuschuppen (Fig. 11, Sp.) setzen sich auch ein Stück in den Blüten- und Fruchtboden fort und nehmen hier ihre größte Mächtigkeit an. Es ist das die Stelle, um welche sich die Spreuschuppen infolge der starken Quellungsfähigkeit der sklerenchymatischen Elemente drehen. Gerade diese unterliegen zur Fruchtreife am meisten der Austrocknung oder bei Anwesenheit von Wasser der Quellung und üben durch damit verbundene Bewegungen auf die Frucht, die sie von zwei Seiten umgreifen, einen Druck aus, wodurch die Zellen des Trennungs-

gewebes in ihrem Verbande gelockert werden. So unterstützen und bewirken die Spreuschuppen die Ablösung der Achänien.

Bezüglich Insertion, Ausbildung des Trennungsgewebes und der anderen Eigenschaften schließt sich *B. speciosum* Schreb. eng an *B. salicifolium* an, weicht aber von dieser Pflanze durch die ein wenig differenzierten basalen Epidermiszellen des Fruchtknotens ab. Dadurch bildet sich an dieser Stelle ein ähnlicher Ring wie bei *Aster* und *Erigeron* (Fig. 13 und 14). Zur Charakteristik von *B. speciosum* sei noch auf die äußere Gestalt der Spreuschuppen verwiesen, bei welchen der spreitenförmige Teil nicht zu jener Mächtigkeit gelangt wie bei *B. salicifolium*. Sie sind daher pfriemenförmig. Ein durch den mittleren Teil der Spreuschuppen geführter Querschnitt ist dreieckig und zeigt größtenteils Sklerenchym.



Fig. 13.

Auch der Fruchtknoten und die Frucht von *Rudbeckia laciniata* L. ist auf den beiden nach der Basis des Köpfchens gelegenen Seiten von rinnenförmigen Spreuschuppen umgeben, während die zwei anderen Seiten des vierkantigen Fruchtknotens (der Frucht), von ihnen frei, gegen die Spitze des Köpfchens gerichtet sind. Die Insertionsstelle auf dem Blüten- und Fruchtboden ist der Gestalt des Fruchtknotens entsprechend rhombisch. Diese Ausbildung bedingte zur genaueren Orientierung der Einfügung und des Trennungsgewebes 2 Längsschnitte, die aufeinander senkrecht gerichtet waren. In dem einen Falle tritt gegen die Insertionsstelle hin nur eine Verjüngung auf, in dem zweiten Schnitt ist an dieser Stelle ein gut entwickelter Einschnitt wahrzunehmen. Es ergibt sich so ein verhältnismäßig geringer Zusammenhang zwischen Fruchtknoten bzw. Frucht und Blütenboden. Aus diesen Tatsachen erklärt sich auch die Ausbildung des Trennungsgewebes, das nur aus 2—3 Zellschichten besteht, dessen Lage der Einschnitt kennzeichnet. Trotzdem die Spreuschuppen gut entwickelt sind, treten bei ihnen die Sklerenchymzellen zurück. Sie haben daher auch bei der Ablösung nicht die Aufgabe in dem Maße übernommen, wie es bei *Buphthalmum* beobachtet wurde.

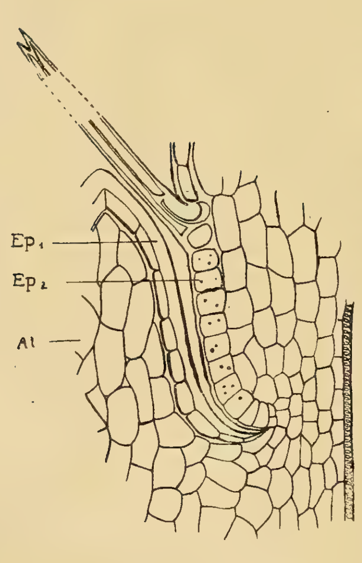



Fig. 14.

Bemerkenswert sind noch die Haare, welche die obere Hälfte der konvexen Außenseite der Schuppen besetzen. Sie erwähnt bereits Nissen[1]).

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Actinomeris helianthoides* Nutt. und *Rudbeckia* zeigen sich auch in der Insertion des Fruchtknotens, der Ausbildung des Trennungsgewebes und in dem Vorhandensein der Spreuschuppen. Von der Einschnürungsstelle an der Basis des Fruchtknotens setzt sich das parenchymatische Trennungsgewebe zentripetal bis an das Gefäßbündel fort, welch letzteres sich an der Eintrittsstelle in den Fruchtknoten in mehrere Äste teilt, von denen einer den Embryo versorgt, während die anderen in die Fruchtknotenwand und Blütenblätter führen. Ein Merkmal muß noch gegenüber den Heliantheen *Zinnia* und *Rudbeckia* betont werden. Es sind das zweizellreihige Haare, die aus zwei bis vier übereinander liegenden Zellen bestehen und die oberen Teile des Fruchtknotens besetzen. Ähnliche, aber einzellreihige Borstenhaare sitzen auch auf der Mittelrippe der kielförmigen Spreuschuppen.

Zur Verbreitung der reifen Früchte dienen nach Ludwig[2]) flügelförmige Anhangsgebilde.

Noch weiter tritt die Mitarbeit der Spreuschuppen bei *Coreopsis coronata* Hook. zurück. Sie sind nur mehr flach gestaltet und weisen, zum Unterschiede der bisher beobachteten, im Stadium der vollsten Blütenentfaltung kein und im Fruchtstadium wenig Sklerenchym auf. An der Einfügungsstelle am Blütenboden verengen sie sich sogar plötzlich und bilden gewissermaßen ein Trennungsgewebe aus, da an dieser Stelle ein jäher Übergang von großlumigen Zellen in kleine Zellen wahrnehmbar ist. Diese Umstände erklären das leichte Ablösen der Spreuschuppen. Dagegen ist das Trennungsgewebe des Fruchtknotens weniger deutlich ausgeprägt, die Ablösungsstelle des Achäniums ist durch Parenchym bezeichnet, das kalottenförmig ist. Diese Ausbildung wird bei Fruchtknotenlängsschnitten sichtbar, die parallel zu den Schmalseiten geführt wurden. Weniger deutlich zeigen das dazu senkrechte Längsschnitte. Die Insertion der seitlich zusammengedrückten Fruchtknoten und Früchte ist insofern von den untersuchten verschieden, als sie mit einer Breitseite der Peripherie des Köpfchens zugewendet sind.

Ohne Bedeutung für die Ablösung sind auch die Spreuschuppen von *Anthemis tinctoria* L. Die Fruchtknoten und Früchte sind klein und trotzdem ist die Ablösungsstelle durch eine Verjüngung am Grunde und durch ein Trennungsgewebe angedeutet, zu dem sich meist eine seichte Einschnürung gesellt. Den kleinen Früchten fehlen Pappus und sonstige Flugvorrichtungen und können daher nach Hildebrand[3]) nur in der nächsten Umgebung vom Winde verstreut werden.

---

[1]) Nissen, J., l. c. S. 30.

[2]) Ludwig, Friedrich, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895. S. 311.

[3]) Hildebrand, F., Über die Verbreitungsmittel der Kompositenfrüchte. (Bot. Zeitg. 1872. S. 1.)

Der *Taraxacum*-Typus findet seinen Abschluß durch *Carduus, Cirsium, Onopordon* und *Carlina.* Bei allen drei Vertretern der *Carduinae,* die einer Untersuchung unterzogen wurden, bemerkt man im Jugendzustand eine sehr gute Verbindung des Fruchtknotens mit dem Blütenboden (z. B. *Carduus arctioides*). Gegen das Reifestadium hin tritt aber ebenfalls die ringförmige Einschnürung auf (Fig. 12, R.), die mit dem Trennungsgewebe die Ablösung des Achäniums bewirkt. Die Verbindung ist aber trotzdem unter allen Vertretern dieser Reihe am mächtigsten, was auch in der Größe der Frucht seine Erklärung findet. So bleiben sie auch besser im Verbande mit dem Fruchtboden, von dem sie schließlich durch mechanische Einflüsse (Wind, Kegelschnäbler u. dgl.) gelöst werden.

Dasselbe bietet *Cirsium serratuloides* Tausch. und *Onopordon Acanthium* L. Ihre Fruchtknoten und Früchte sind ein wenig seitlich zusammengedrückt und vierkantig, weshalb die Einfügungsstelle am Blütenboden rhombisch erscheint. So ist auch

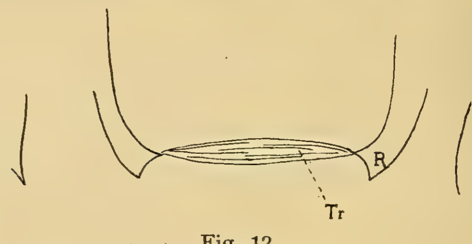



Fig. 12.

in diesen Beziehungen die Einheitlichkeit der genannten Pflanzen gewahrt.

Diesen drei Vertretern kann *Carlina acaulis* als annähernd gleich betrachtet werden, da die Teile, auf welche die Untersuchung gerichtet war, identische Ausbildungen zeigen.

Anhangsweise sei noch auf *Calendula officinalis* L. hingewiesen, die zum genannten Typus zu zählen ist, da die basale Ausbildung des Fruchtknotens und der Frucht, die Insertion derselben und das Trennungsgewebe dafür sprechen, obwohl die Früchte desselben Köpfchens äußerliche Verschiedenheiten aufweisen. Hoffmann[1]) nennt drei verschiedene Arten von Früchten.

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich nur eine bedingungsweise Einheitlichkeit des *Taraxacum*-Typus, die sich auf das parenchymatische Trennungsgewebe, auf die bei allen Vertretern mehr oder minder vorhandene Einschnürung und dadurch bedingte Abrundung der Achänien beziehen.

Die anderen Merkmale lassen eine Gliederung in folgende Unterabteilungen zu:

---

[1]) Hoffmann, Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1895.

a) *Bellis* bis *Senecio*. Die Achänien zeigen nur schwache Verbindungen mit dem Fruchtboden. Sind diese kräftiger, dann steht der Pappus mit im Dienste der Lostrennung.

b) *Hedypnois* nimmt eine Einzelstellung durch den basal verbreiterten Fruchtknoten (Frucht) ein, bildet aber zugleich den Übergang zu den Gliedern des *Taraxacum*-Typus, die eine größere Ausbildung des Fruchtknotens (Frucht) besitzen und auf dem Fruchtboden mit breiterer Basis aufsitzen.

c) Die letzte Bemerkung gilt für *Buphthalmum* bis *Anthemis* in besonderem Maße, verdient aber infolge der Spreuschuppen eine Ausnahmestellung.

d) Die beste Verbindung zeigen *Carduus* bis *Carlina*.

e) *Calendula* vereinigt die Eigentümlichkeiten der Unterabteilungen a und d.

Weitere Untersuchungen dürften die Aufstellung selbständiger Typen rechtfertigen. Nach dem vorliegenden Material wurden sie zu einem Typus vereinigt.

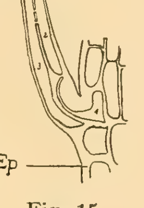


Fig. 15.

### II. Aster-Typus.

Außer dem Trennungsgewebe findet man an der Basis des Fruchtknotens und der Frucht einen für jede Art bezeichnenden Sklerenchymring von porösen Zellen. Bei *Aster* selbst tritt außerdem in der Alveolengegend eine Verjüngung der Frucht auf.

Vertreter: *Doronicum, Inula, Aster, Erigeron.*

Von den *Astern* wurde *A. spectabilis* Bit. und *A. spurius* Willd. einer genaueren Untersuchung unterzogen. Bei diesen ist der Fruchtknoten (Frucht) im Blütenboden eingesenkt und wird von Alveolenrändern umgeben (Fig. 13 und 14), die Außenwandungen der Epidermiszellen (Fig. 14, $Ep._1$), welche die Alveolenränder bekleiden, sind kräftig entwickelt. Auch der Fruchtknoten und die Frucht, welche sich basal verjüngen, werden an dieser Stelle innerhalb der Alveolen von Epidermiszellen (Fig. 14, $Ep._2$; Fig. 15, Ep.) bedeckt, die gegenüber den anderen Epidermiszellen abweichend gestaltet sind, sich durch ihre Größe und ihre starkwandigen, porösen Zellwände auszeichnen. Gleich oberhalb dieser Zellen inserieren an den Fruchtknoten ähnliche Haare, wie sie Solereder[1]) an *Spilanthes oleracea* L. beobachtet hat. Es sind das zweizellreihige Borstenhaare, die aus drei Zellen zusammengesetzt sind. Die Zelle (1) Fig. 15 besitzt basal ein normales Lumen, entsendet aber nach oben hin einen langgestreckten Divertikel, der durch eine starke Verdickung der Außenwand entsteht. Die Zelle (2) Fig. 15 sitzt der ersten Zelle auf und ist

[1]) Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899.

mit der Zelle (3) (Fig. 15) in ihrer Längsrichtung verbunden; die Zellen (2) und (3) gehen je in eine Spitze aus und ihre Lumina kommunizieren durch Poren. Die Verdickung der Zelle (1) ist eigentlich nur die Fortsetzung der verdickten Epidermiszellen, welche angrenzen. Aber gerade diese Verdickung an der Stelle, welche als Gelenk des Haares funktioniert, ist von wichtiger biologischer Bedeutung. So wird die Quellungsfähigkeit gegenüber den anderen Zellwänden bedeutend erhöht. Um die Mitarbeit dieser Haare bei der Ablösung der Achänien zu erfahren, wurde den Schnitten einerseits Wasser, anderseits Alkohol zugesetzt. Dabei konnte im Mikroskop eine drehende Bewegung von 20° bis 30° festgestellt werden. Das hat für die Ablösung der Früchte insofern einen besonderen Wert, als sich diese Haare gerade am unteren Teil der Achänien, an der Grenze der Alveolenränder, in größerer Zahl vorfinden und an den stark verdickten, quellbaren Epidermiszellen der Alveolen ein Widerlager besitzen (Fig. 14, $Ep._1$). An sie legen sich die Haare bei ihrer Drehung an und bewirken so eine bessere Lockerung




Fig. 16.

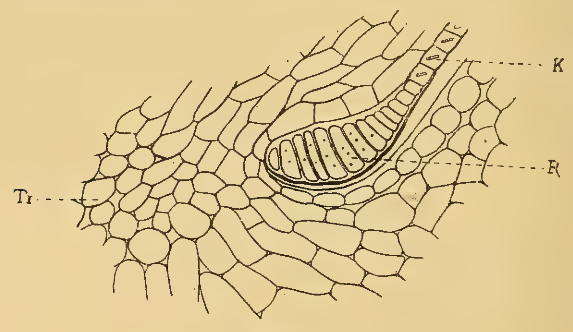



Fig. 17.

des Trennungsgewebes und Hebung der Frucht. Die Haare wirken also wie Hebel bei der Ablösung der Achänien. Das wichtigste Agens der Ablösung und Verbreitung ist allerdings der Wind, welchem der Pappus genügende Angriffsflächen bietet.

Haberlandt[1]) erwähnt analog gebaute Haare. Es sind das die Flughaare von *Dryas Drummondi* und *Anemone pulsatilla* mit ihren Imbibitionsbewegungen und ihrer Mitarbeit bei der Verbreitung. Die Funktion dieser Haare und der an *Aster* beobachteten ist aber ganz entgegengesetzt. Dafür spricht der Bau und besonders die Lage der Verdickung. Denn bei feuchtem Wetter legen sich die Haare infolge des aufgenommenen Wassers

---

[1]) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904. S. 489.

eng an den Griffel an und verhindern so die Flugfähigkeit der Früchtchen von *Anemone* und *Dryas*. Bei Trockenheit dagegen breiten sich diese Haare infolge Wasserverlustes wieder aus, bieten dem Winde eine große Oberfläche dar und ermöglichen so die Verbreitung über weite Flächen.

Im wesentlichen dieselbe Insertion und dieselben Ablösungsverhältnisse wie die behandelten *Aster*-Arten zeigen *Erigeron caucasicus* Stav., *E. glabellus* Nutt. und *E. specissum* DC.

Die Angliederung von *Inula macrocephala* Boiss. et Kotschy und *I. hirta* L. erfolgt auf Grund der Epidermiszellen am basalen Teile des Fruchtknotens und der Frucht, die sich bei *I. macrocephala* zu einem kräftig entwickelten sklerenchymatischen Ring ausbilden (Fig. 16 und 17, R.). Es sind langgestreckte, poröse Zellen, die sich von den übrigen Epidermiszellen des Fruchtknotens, die als solche normale Entwicklung aufweisen, stark abheben. In den normal gebauten Epidermiszellen finden wir noch je einen prismatischen Kristall von oxalsaurem Kalk, welchen Solereder[1]) als Charakteristikum für die Kompositenfrüchte anführt (Fig. 17, K.). Ebensolche Kristalle treten auch bei *I. hirta* auf.

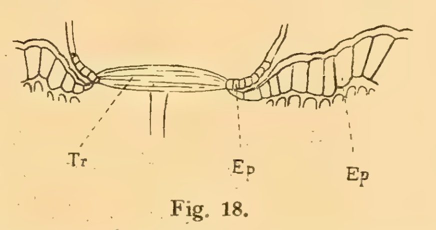


Fig. 18.

Das Trennungsgewebe, das aus isodiametrischen Zellen besteht, breitet sich innerhalb des oben erwähnten Ringes aus (Fig. 17, Tr.). Da dieses im Blütenboden eingesenkt ist und schwach entwickelte Alveolen auftreten, macht der Blütenboden einen wabenförmigen Eindruck.

Dieselben Eigentümlichkeiten findet man bei *I. macrophylla* Sch. Bip. und *I. salicina* L.

Dagegen zeigen die Epidermiszellen am unteren Teile des Fruchtknotens von *I. hirta* wegen ihrer Kleinheit nicht diesen kräftigen Ring und sind zur Erkennung dieser Art von Bedeutung. Außerdem besitzen auch die Epidermiszellen des Blütenbodens eine besondere Gestalt und bilden im Verein mit den darunter liegenden Zellen kleine Umwallungen, die schon bei einigen *Chrysanthemum*-Arten festgestellt wurden (Fig. 18, $Ep._1$).

Die erwähnte auffallende Ausbildung der Epidermiszellen am untersten Teile der Achänien von *I. macrocephala*, *I. macrophylla* und *I. salicina*, welche Anlaß zur Ringbildung geben, ließ den Schluß zu, daß sie bei der Ablösung der Früchte mitwirken dürften. Diesbezügliche Untersuchungen von mikroskopischen Schnitten in Wasser und Alkohol zeigten eine starke Imbibitionsfähigkeit dieser Zellen, aber sie unterliegen auch noch

---

[1]) Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899. S. 523.

mehr als die übrigen Zellen der Frucht der Austrocknung. Damit verbindet sich eine Quellung respektive Schrumpfung dieser Partien und eine Bewegung vom und zum Zentrum der Frucht. Bei Wasseraufnahme findet die Bewegung vom Zentrum, bei Wasserentzug zum Zentrum statt. Diese Erscheinung konnte auch bei vollständig intakten Achänien festgestellt werden. Dadurch werden bei Früchten, die noch im Verbande mit dem Fruchtboden sind, Spannungen und Lockerungen im Trennungsgewebe hervorgerufen. Dessen Zellen werden von diesen Kräften deswegen am stärksten in Mitleidenschaft gezogen, weil sie sich innerhalb dieses Sklerenchymrings ausbreiten. So trägt der Ring mit zur Ablösung der Früchte bei.

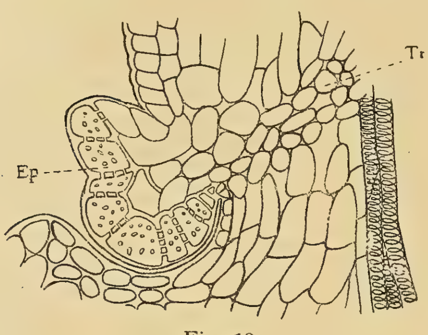
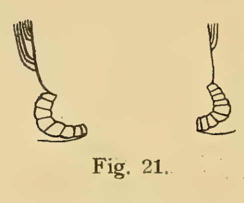


Fig. 19.

Den Längsschnitt durch den untersten Teil eines reiferen Fruchtknotens von *Doronicum macrophyllum* Fisch. zeigt uns Fig. 19 und 21. Schon ein flüchtiger Blick weist auf geradezu musterhafte Einrichtungen für die Ablösung der Achänien hin. Dafür wirken hygroskopische Borstenhaare (Fig. 20), ähnlich den bei *Aster* vorgefundenen Haaren, ein Sklerenchymring mit porösen Wandungen (Fig. 19, Ep.) und ein scharf hervortretendes Trennungsgewebe von lockerem Parenchym (Fig. 19, Tr.). Die Mitwirkung dieser Faktoren bei der Ablösung wurde bei *Aster* und *Inula* eingehend verfolgt und die dort gemachten Versuche auch bei *Doronicum* angestellt. Sie bestätigten die gleiche Tätigkeit. Infolge der starken Einwärtskrümmung des Sklerenchymringes und seiner kräftigen Ausbildung sind seine Spannungskräfte größer als bei *Inula*.


Fig. 21.

*Doronicum austriacum* Jacqu. bietet ähnliche Einrichtungen, denn auch diese Pflanze hat am basalen Ende des Fruchtknotens und der Frucht einen Ring von besonders differenzierten, porösen Epidermiszellen. An sie schließen sich gegen das obere Ende des Fruchtknotens hin Epidermiszellen mit schwach papillösen Vorwölbungen. Sie bieten ein gutes Unterscheidungsmerkmal gegenüber *D. macrophyllum*. Auch zweizellreihige Haare mit je einer Basis- und Endzelle treten auf dem Fruchtknoten auf, die aber infolge ihrer Bauart für die Ablösung nicht in Betracht kommen.

Fig. 20.

### III. Centaurea-Typus.

Diesem Typus fehlt ein Trennungsgewebe im Sinne der besprochenen Typen, denn die Ablösung der Achänien erfolgt größtenteils am Elaiosom.

Vertreter: *Centaurea, Rhaponticum.*

Die Entwicklung und Ausbildung derjenigen Gewebsteile, welche die Ablösung bewerkstelligen, wurde an *Centaurea Cyanus* L. untersucht. Die gemachten Wahrnehmungen fanden an *C. montana* L., *C. dealbata* Willd. und *C. pratensis* Hornem. ihre weitere Bestätigung, wenn auch die Ausbildung des Elaiosoms individuelle Verschiedenheiten aufwies, die besonders in ihrer Größe zum Ausdruck kamen.

Im Knospenzustand ist der Fruchtknoten in innigster Verbindung mit dem Blütenboden und die Differenzierung der einzelnen Gewebe noch undeutlich. Erst gefärbte Präparate heben infolge intensiverer Färbung die Anlage des Elaiosoms hervor.

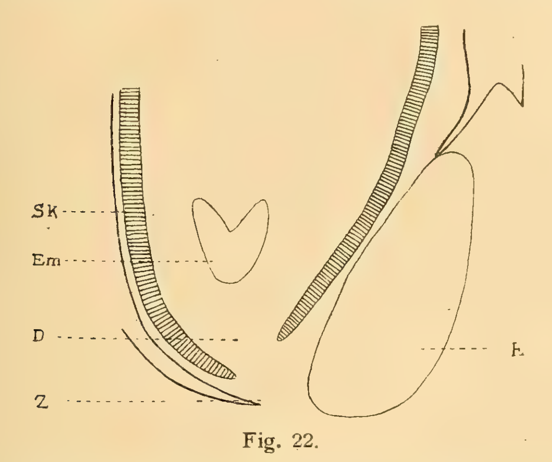



Fig. 22.

Von einem Trennungsgewebe ist nichts zu sehen und nur eine schwache Einschnürung deutet die zukünftige Trennungsstelle an. Im Blütenstadium zeigt der Längsschnitt des Fruchtknotens deutlich ein Elaiosom, das schon einen großen Teil der Basis des Fruchtknotens einnimmt. Auch die Einschnürungsstelle tritt klarer hervor. Fig. 22 stellt einen Längsschnitt dar mit dem Embryo (Em.) und den Sklerenchymbildungen (Sk.) der fast reifen Frucht, an welchem zugleich die Durchtrittsstelle (D) für die Wurzel des Keimlings getroffen ist. Das Elaiosom (E) liegt seitlich und hält mit nur wenigen Zellen (Z) die Frucht auf dem Fruchtboden fest. Zur Zeit der Fruchtreife wird der Verband zwischen den Grenzzellen des Elaiosoms und denen des Fruchtbodens gelockert und das Elaiosom fällt zugleich mit dem Achänium ab. Diese Art der Ablösung macht daher die Ausbildung eines eigenen Trennungsgewebes unnötig, nachdem die anderen Verbindungselemente nicht kräftig genug entwickelt sind, um das Achänium festzuhalten.

Diesem Typus konnte *Rhaponticum pulchrum* Fisch. et Mey. angegliedert werden, da ihm die Insertion vollständig ähnlich ist. Doch fehlt dieser Pflanze das Elaiosom, dessen Vorhandensein durch die schiefe Abtrennungsstelle vorgetäuscht wird. An dessen Stelle finden sich an der Einschnürung ein zentral gelegenes Schwammparenchym, wodurch die Ablösung erfolgt.

## IV. Lasthenia-Typus.

Die Blüten sitzen auf kurzen Stielchen, an deren oberen Ende ein eigenes Trennungsgewebe für die Ablösung der Achänien sorgt.

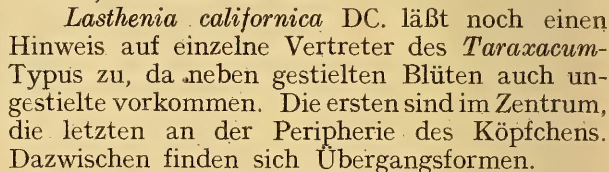



Fig. 23.

Es konnten nur zwei Vertreter festgestellt werden, *Zinnia* und *Lasthenia*.

*Lasthenia californica* DC. läßt noch einen Hinweis auf einzelne Vertreter des *Taraxacum*-Typus zu, da neben gestielten Blüten auch ungestielte vorkommen. Die ersten sind im Zentrum, die letzten an der Peripherie des Köpfchens. Dazwischen finden sich Übergangsformen.

Das Stielchen der Einzelblüte (Fig. 23, St.) stellt einen Hohlzylinder dar, durch den axial ein Gefäßbündel (Fig. 23, G.) zur Blüte und Frucht führt, während der Raum des erwähnten Hohlzylinders von Zellfäden allseits durchzogen ist. Dieses Stielchen erfährt an der Ansatzstelle des Fruchtknotens eine ringförmige Einschnürung, von wo aus sich gegen das Zentrum ein Trennungsgewebe (Fig. 23 und 24, Tr.) zieht, das den ohnehin losen Zusammenhang noch erhöht. Zur Reifezeit fallen die Achänien ab und bleiben nicht selten in dem Körbchen liegen, das durch die verwachsenen Hüllblätter entsteht, die das Körbchen rings umgeben.

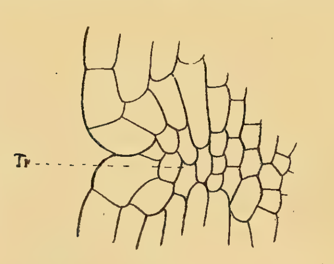



Fig. 24.

Wie erwähnt wurde, kann diesem Typus *Zinnia elegans* Jacq. zugerechnet werden, da die Pflanze Andeutungen von dieser Art der Einfügung des Fruchtknotens besitzt. Der Blüten- und Fruchtboden ist spitzkegelförmig. Ihm sitzen auf kleinen, einseitigen Erhöhungen (Fig. 25, Er.) die Blüten und Früchte auf, die von der bekannten kielförmigen Spreuschuppe eingeschlossen werden. Auch darin finden wir einen Anklang an Vertreter des *Taraxacum*-Typus. Ein Querschnitt durch die Spreuschuppen zeigt Sklerenchymzellen im Inneren, die peripherisch von Parenchym und schließlich von Epidermiszellen abgeschlossen sind. Dieser Bau spricht nicht für ihre Mitwirkung bei der Ablösung der Achänien. Es ist dies auch nicht notwendig, weil dafür sowohl eine Einschnürung (Fig. 25, Ei.) als auch ein gut ausgeprägtes Trennungsgewebe sorgt.

## V. Echinops-Typus.

Der besondere Blütenstand bedingt auch eine eigenartige Ablösung. Ein ganzes Köpfchen wird samt den Hüllschuppen durch ein besonderes Trennungsgewebe vom gemeinsamen Blüten- und Fruchtboden getrennt.

Vertreter: *Echinops.*

Eingehender wurde *Echinops ritro* L. untersucht. Beim Blütenstand dieser Pflanze unterscheidet man bekanntlich Köpfchen erster und zweiter Ordnung. Unter Köpfchen erster Ordnung versteht man die kleinen einblütigen Köpfchen, die einem gemeinsamen Blütenboden aufsitzen. Mit ihm bilden sie das Köpfchen zweiter Ordnung. Es befinden sich also auf einem Köpfchen zweiter Ordnung viele einblütige Köpfchen erster Ordnung.

An der Insertionsstelle der Köpfchen erster Ordnung auf dem gemeinsamen Blütenboden ist ein Trennungsgewebe vorhanden, das sich deutlich von dem darunter liegenden Gewebe abhebt, da die Zellen der Trennungsschicht unverdickt sind, während die Zellen des kugelförmigen Blütenbodens, wenigstens die peripherisch gelegenen, Verdickungen aufweisen. Außerdem sind die Zellen der Blütenstiele, welche die Köpfchen erster Ordnung tragen, besonders in der Nähe des Trennungsgewebes langgestreckt und heben dadurch dasselbe besser hervor.

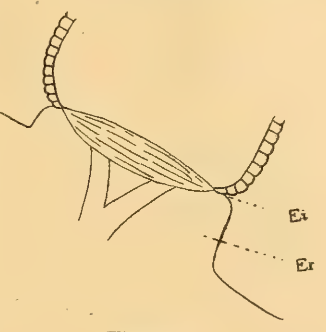


Fig. 25.

Wie aus den bisher gemachten Beobachtungen zu entnehmen ist, findet die Ablösung der Kompositenfrüchte immer nur an der Insertionsstelle derselben auf dem Fruchtboden statt. Ausgenommen sind davon die Achänien von *Lasthenia californica*, die schwach gestielt sind. Aber dieser Stiel ist ja nur eine Fortsetzung des Blüten- und Fruchtbodens, von dessen terminalen Enden sich die Früchte loslösen. Bei *Echinops* trennen sich dagegen mit den Köpfchen erster Ordnung und deren Früchten auch ihre Stielchen vom gemeinsamen Fruchtboden. Ähnliche Erscheinungen finden sich in der Natur in großer Zahl beim Abfallen der Blätter und Früchte, deren Loslösung auch durch besondere Gewebebildungen erfolgt.

Es dürfte sich, wie im folgenden gezeigt werden soll, um eine sekundäre Anpassung handeln. Der Blütenstand von *Echinops* ist verschieden gedeutet worden. Čelakovsky[1]) tritt der einblütigen Köpfchennatur der Köpfchen erster Ordnung entschieden entgegen und stützt sich bei dieser Behauptung auf den terminalen Blütenstand des einzelnen Köpfchens und auf die Ablösungsverhältnisse der einzelnen Blüten.

[1]) Čelakovsky, Ladislav, Prodromus der Flora von Böhmen. Prag 1867—75. S. 266.

Wenn wir ein Köpfchen erster Ordnung näher betrachten, so sehen wir, dem Blütenstande der Kompositen entsprechend, außen am basalen Sklerenchymring fünf Borstenbündel. Diese bedecken teilweise die Hüllschuppen der kleinen Blütenstiele, welche Fruchtknoten und Frucht einhüllen. Die Deutung dieser Hüllschuppen ist analog der Deutung der Hüllschuppen eines einfachen Köpfchens. Sie bilden die sterilen Fruchtschuppen. Bei einem so gedrängten Blütenstand ist aber die Ausbildung mehrerer Blüten in einem Köpfchen erster Ordnung ganz unmöglich und dadurch auch die terminale Stellung der Einzelblüte bedingt. Der jedem Köpfchen erster Ordnung dargebotene Platz wird dadurch am besten ausgenützt, daß dieselben von dem gemeinsamen kugelförmigen Blütenboden radial ausstrahlen. Da die einzelnen Köpfchen gestielt sind und alle zusammen auf einem gemeinsamen Boden inserieren, könnte dieser Blütenstand auch als Dolde, und zwar als Doldenkopf aufgefaßt werden. Drude[1]) hat diesen Ausdruck für den Blütenstand von *Eryngium* angewandt, obzwar auch bei dieser Pflanze nicht alle Blüten von einem einzigen Punkte entspringen und entspringen können. Diese Eigenschaft fordert nur der doldenförmige Blütenstand.

Die Ablösung ganzer Köpfchen erster Ordnung bei *Echinops* ist wohl für den ersten Augenblick etwas absonderlich, doch erweist sich dieselbe für die Pflanze von großer biologischer Bedeutung. Gewöhnlich ist die embryonale Umhüllung, die Fruchtschale, bei den Kompositen stark gebaut und ihre Festigkeit durch Sklerenchym erhöht (*Centaurea, Taraxacum*). Diese Eigenschaft fehlt jedoch den untersuchten *Echinops*-Arten, und zwar *E. ritro, E. sphaerocephalus, E. exaltatus* und *E. banaticus*. Dadurch wären die Früchte und die darin befindlichen Embryonen allen ungünstigen äußeren Finflüssen ausgesetzt. Ihnen bieten die sklerenchymatischen Hüllschuppen wirksamen Schutz.

## Einrichtungen zur Ablösung.

Zur Ablösung und Verbreitung der untersuchten Kompositenfrüchte finden sich besondere Einrichtungen, die sich folgenderweise zusammenfassen lassen:

1. An der Insertionsstelle ist eine Einschnürung vorhanden, die bei den meisten untersuchten Arten zu finden war.

2. Ein eigenes Trennungsgewebe erstreckt sich von dieser Stelle gegen das Zentrum der Anhaftung. Es besteht aus Parenchym. Zur Zeit der Fruchtreife gehen die Zellen dieses Gewebes aus dem Verbande oder sie schrumpfen infolge Austrocknung zusammen und bringen so die Achänien aus dem Verbande des Fruchtbodens. Nun wird der Zutritt des Windes zu den Achänien auch oft durch die Wölbung des Fruchtbodens, durch die Ausbreitung und das Herabschlagen der Hüllschuppen und

[1]) Drude, O., Umbelliferae. (Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamil. T. III. Abt. 8. S. 83.)

durch die Entfaltung des Pappus ermöglicht. Dadurch erhält der Fruchtstand eine kugelförmige Gestalt, der Wind kann nun unter diesen Bedingungen die Früchte sehr leicht fassen, vollends loslösen und verbreiten. Diese Eigentümlichkeiten findet man bei den Kompositen, die sich durch einen gut entwickelten, federartigen Pappus auszeichnen, z. B. *Taraxacum*, *Tragopogon*, u. a.

Bei Arten, denen der Pappus fehlt, z. B. *Bellis*, breiten sich die Hüllschuppen sternförmig aus und bilden einen Behälter für die reifen Früchte, die sich vom kegelförmigen Fruchtboden freigemacht haben. Die mechanische Ablösung findet meist durch Wind und Regen statt. Zugleich sorgen sie auch für die Verbreitung in der nächsten Umgebung.

3. Interessant ist die Hebelwirkung von Doppelhaaren, die an der ganzen Frucht auftreten, aber in größerer Zahl am unteren Teile derselben entwickelt sind. Infolge ihrer Lage, Ausbildung, Quellungsfähigkeit und der damit verbundenen drehenden Bewegung vermögen sie die Achänien teilweise aus dem Verbande des Fruchtbodens zu bringen. *Aster*, *Doronicum*.

4. Bei einzelnen Arten sind Spreuschuppen vorhanden, die aus Sklerenchymzellen aufgebaut sind. Sie sind infolgedessen der Wechselwirkung von Trockenheit und Feuchtigkeit mehr ausgesetzt, da sie mehr Wasser aufnehmen und bei Austrocknung verlieren. Deshalb führen sie Bewegungen aus, durch die sie einen Druck auf die Achänien ausüben, der die Ablösung derselben begünstigt, z. B. *Buphthalmum*.

5. Ganz besondere Verhältnisse findet man bei den *Centaureen*, deren Elaiosom zur Blütezeit den Fruchtknoten mit den Blütenboden verbindet. Zur Fruchtreife löst sich aber das Elaiosom mit der Frucht ab und nur wenige Zellen halten noch die Frucht fest, die aber nicht genügen, um sie dauernd im Verbande des Fruchtbodens zu halten. Austrocknung und Erschütterung der Pflanze durch den Wind oder sonst eine mechanische Einwirkung besorgen vollends die Ablösung.

6. Zur Abtrennung trägt ein Sklerenchymring an der Basis des Achäniums bei, da derselbe den ähnlichen Bedingungen unterworfen ist, die in Punkt 3 und 4 angegeben sind. *Inula*, *Doronicum*.

---

Ich empfinde es als Pflicht, meinem Lehrer, Herrn Professor Dr. Günther Ritter Beck von Mannagetta und Lerchenau für die Anregungen und mannigfachen Ratschläge bei der Durchführung der Arbeit meinen Dank auszusprechen.

# Über die Bewegungen der Sproßspitze und die Wuchsform von zwei Oenotheren.

Von

Dr. N. v. Gescher, Münster i. W.

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Im Jahre 1912 fielen mir auf der Insel Baltrum die in ungeheueren Mengen dort wachsenden Oenotheren auf. Die Spezialflora von Buchenau[1]) gibt für die ostfriesischen Inseln nur *Oenothera biennis* an. Es handelte sich aber bei den Oenotheren, die ich in Menge ebenfalls auf Langeoog und Norderney[2]) fand, um *Oe. ammophila*. Diese von Focke[3]) beschriebene Art ist der *Oe. muricata* sehr ähnlich. Focke[4]) bezeichnet sie daher 1904 als eine Form der *Oe. muricata* und Ascherson[5]) nennt die *Oenothera*, die er auf Helgoland fand, und die sehr wahrscheinlich der auf Baltrum wachsenden Art entspricht, *Oe. muricata* var. *latifolia*. An die Möglichkeit, daß *Oe. ammophila* ein Bastard *Oe. biennis* × *muricata* sei, glaubt Focke nicht, da diese Bastarde geringe Fruchtbarkeit zeigen, während *Oe. ammophila* äußerst fruchtbar ist. Jedoch sah Shull[6]) an einer *ammophila*-Pflanze als Knospenvariation einen typischen *biennis*-Zweig entstehen, woraus er schließt, daß *Oe. ammophila* hybrider Natur ist. *Oe. ammophila* gleicht der *muricata* in der Form der Blätter sowie im ganzen Habitus. Bei beiden sollen nach Gates[7]) die Rosetten auch im 2. Jahr erhalten bleiben. Jedoch dürfte dieses Merkmal von geringem systematischen Wert sein, da die mehr oder weniger gute Erhaltung der Rosettenblätter im 2. Jahr sehr von dem Standort der Pflanzen abhängt. Bei den *ammophila*-Pflanzen, die in Münster auf Gartenboden wuchsen, waren die Rosettenblätter im 2. Jahr ausnahmslos verschwunden,

[1]) Buchenau Flora d. ostfries. Inseln. 1901.

[2]) Auf dem Kirchhof von Norderney wächst die typische *Oe. biennis*.

[3]) Abh. d. naturw. Ver. Bremen. 18. 1905. S. 182—186.

[4]) Abh. d. naturw. Ver. Bremen. 17. S. 443.

[5]) Üb. d. Pteridophyten u. Siphonogamen Helgolands. 1900. S. 125.

[6]) Mac Dougal, Vail a. Shull, Mutations, Variations and Relationships of the Oenotheras. Washington (Carnegie Instit.) 1907. p. 60.

[7]) Rhodora 15. 1913. S. 47.

Anm. Während der Drucklegung dieser Mitteilung ist eine umfassende Arbeit von K. Goebel erschienen. „Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und ihre teleologische Deutung." Jena 1920. Es werden hier (S. 104 ff.) eine Reihe von Fälle von Nutation bei Infloreszenzen mitgeteilt, die den von mir an *Oenothera* und inzwischen auch an *Solidago* und *Epilobium* gemachten Beobachtungen z. T. sehr gleichen.

während ich sie bei Pflanzen, die auf den Sanddünen von Norderney wuchsen, im 2. Jahre oft noch gut erhalten fand. Charakteristisch für *Oe. ammophila* sowohl als *muricata* ist, daß der oberste, die noch nicht aufgeblühten Knospen tragende Stengelteil übergebogen ist. Diese Erscheinung erwähnt Focke bei der Beschreibung der *Oe. ammophila* nicht. Er sagt jedoch, daß die offenen Blüten die Knospen meist überragen. Das Überragen der Blüten über die Knospen kommt aber dadurch zustande, daß die Spitze, soweit sie Knospen trägt, herabgebogen ist. Den auffallendsten Unterschied zwischen *Oe. ammophila* und *muricata* bilden nach Focke die erheblich größeren Blüten der *ammophila*.

*Oe. ammophila* wurde 1913 im Botanischen Garten zu Münster ausgesät. Sie breitete sich von selbst aus, und ich fand dort 1919 eine ganze Reihe von Exemplaren auf einem unbestellten Platz verwildert vor. Sie standen mitten in einem dichten Bestande einer anderen *Oenothera*, die sich gleichfalls dort angesiedelt hatte. Es handelte sich bei dieser um eine *Oenothera*, die unter dem Namen *Oe. cruciata* 1907 aus Amsterdam bezogen war.

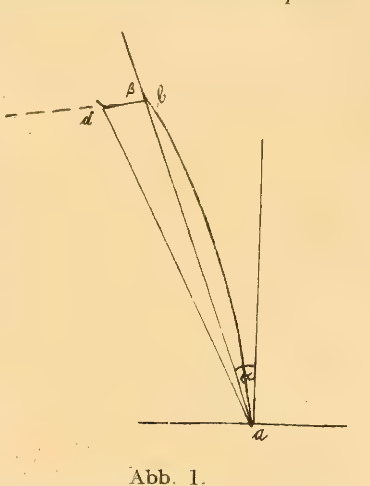



Abb. 1.
Schema der Wuchsform von *Oe. ammophila* und *cruciata* zu Beginn der Blütezeit.

Für beide Arten[1]) ist eine merkwürdige Neigung des wachsenden Sprosses charakteristisch. Der Stengel wächst nicht senkrecht, sondern weicht um einen gewissen Winkel (Fig. 1, $\alpha$), den ich Sproßneigungswinkel nennen möchte, von der Senkrechten ab. Das obere Stück des Sprosses ist wiederum gegen den unteren Teil von einer bestimmten Biegungsstelle ab deutlich geneigt. Den von dem gesenkten oberen Teil mit dem verlängert gedachten unteren Teil des Sprosses gebildeten Winkel (Fig. 1, $\beta$) nenne ich Spitzenneigungswinkel (vgl. Fig. 2). Der Scheitelpunkt des Spitzenneigungswinkels liegt zur Blütezeit der Pflanzen etwas oberhalb der offenen Blüten, in der Region der blühreifen Knospen. Alle jüngeren Knospen stehen an der gesenkten Spitze, alle Blüten und Früchte an dem mehr aufrecht stehenden unteren Teil des Sprosses. Die äußerste, 2—3 cm lange Spitze ist wieder etwas heraufgebogen. Schon wenn der junge Schößling 5 cm hoch ist, zeigt er eine deutliche Neigung. Spitzen- und Sproßneigung sind dann noch nicht voneinander zu trennen, sondern der ganze Sproß ist gleichmäßig bogig geneigt. Sobald der Sproß etwas größer

[1]) Bartlett, An Account of the Cruciate-Flowered Oenotheras (Am. Journ. of Bot. Vol. 1. 1904. p. 165) erwähnt diese Eigentümlichkeit für die *Oe. cruciata* Nutt. nicht. Er gibt sie aber für seine *cruciata*-Spezies *Oe. atrovirens* Shull und Bartl. an, von der er weiterhin (S. 241) sagt: „This is the „*Oe. cruciata*" of de Vries' gruppenweise Artbildung."

geworden ist, tritt die stärker gebogene Spitze deutlich hervor. Durch die beschriebenen 3 verschiedenen Krümmungen kommt die allgemeine Wuchsform zustande, wie sie Fig. 1 und 2 darstellen.

In bezug auf diese Krümmungen habe ich eine Reihe von Beobachtungen und einige Versuche gemacht. Für exakte Versuche über die äußeren und inneren Ursachen der Krümmungen stand mir das hierzu unbedingt notwendige einwandfrei vergleichbare Material nicht zur Verfügung. Ich arbeitete mit dem Material, das ich draußen vorfand. Weitere Versuche muß ich zurückstellen, bis ich über geeignetes Material verfüge. Immerhin möchte ich, da trotz des großen Interesses, welches *Oenothera* als Versuchspflanze genießt, die eigenartige Krümmung zwar oft erwähnt, aber nicht genau beschrieben worden ist, die bisherigen



Abb. 2.
**_Oe. cruciata_ kurz vor der Blütezeit. (Nach Photographien.) Dieselbe Pflanze um 9 Vorm. (links) und um 7½ Nachm. (rechts).**

Beobachtungen veröffentlichen. Eine Besprechung der einschlägigen Literatur soll in einer späteren Arbeit folgen.

An dem Bestande der *cruciata*-Pflanzen in Münster war auffallend, daß fast alle Pflanzen nach derselben Richtung geneigt waren. Der Standort der Pflanzen war frei, jedoch ist der Platz in weitem Abstand ringsum von hohen Bäumen umgeben. Diese sind im Norden und Nordosten 45 m, im Osten 80 m, im Süden 35 m, im Südwesten 80 m und im Westen 70 m entfernt. Die Pflanzen standen auf diese Weise von etwa 2 Stunden nach Sonnenaufgang ab den ganzen Tag im ungehinderten Genuß des direkten Sonnenlichtes. Die Menge des auf sie wirkenden diffusen Lichtes wurde durch die verschiedene Entfernung der umgebenden Bäume beeinflußt. Sie war also am geringsten aus Norden und am größten aus Südwesten. Jedoch kann, da selbst die nächsten (Norden 35 m) Bäume recht weit entfernt standen, der Unterschied der aus den verschiedenen Himmelsrichtungen kommenden Lichtmengen nur

sehr klein gewesen sein. *Oe. cruciata* reagierte aber darauf. Von den untersuchten 179 Pflanzen waren geneigt

| nach | N | NO | O | SO | S | SW | W | NW |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | — | 1 | 8 | 64 | 97 | 8 | — |

Es zeigt sich also eine ganz auffallende Bevorzugung der Süd- und Südwestrichtung. Die an kräftigen Pflanzen auftretenden Seitenzweige zeigen diese Erscheinung nicht. Sie stehen ziemlich genau radiär und schräg nach oben gerichtet um den Hauptsproß herum. An der Spitze zeigen sie die Spitzenneigung.

Eine Pflanze des *cruciata*-Bestandes, deren Spitze nach Norden gerichtet war, wurde ausgegraben und, mit der Spitze nach Süden gerichtet, wieder eingegraben. Sie wuchs dann nach der ihr gegebenen Richtung geneigt weiter. Jedoch drehten Pflanzen, die nach Süden geneigt gewesen waren und nun, mit der Spitze nach Norden gerichtet, eingepflanzt wurden, ihre Spitze nach und nach in einer horizontalen Ebene herum, bis sie wieder nach Süden schauten. Für die auf diesem Standort wachsenden Oenotheren ist also im allgemeinen die Nord-Südrichtung des Stengels die normale Lage und die Pflanzen suchen, durch eine phototropische Bewegung, diese Lage wiederzugewinnen, wenn sie gewaltsam aus ihr entfernt werden. Ähnlich verhielt sich eine *ammophila*-Pflanze, die mit der Spitze gegen eine Wand gerichtet, einen halben Meter von derselben entfernt, eingepflanzt wurde. Sie wuchs erst unter geringer Aufrichtung weiter. Nach einigen Tagen begann aber die Spitze sich nach und nach nach der Seite zu wenden, bis sie eine Wendung von 90° gemacht hatte. Die Pflanzen entziehen sich also — um eine teleologische Ausdrucksweise zu gebrauchen — der ihnen nicht zusagenden Richtung nicht dadurch, daß sie die Spitze aufrichten und dann nach der entgegengesetzten Seite bis zur Erreichung der normalen Lage neigen, sondern dadurch, daß die ungefähr horizontal stehende Spitze einen Bogen nach der Seite macht und auf diese Weise in eine der Pflanze zusagende Richtung kommt. Die Pflanze erreicht dadurch, daß ihre einmal dem Boden zugekehrte Seite auch dem Boden zugekehrt bleibt. Der Sproß verhält sich also ähnlich einem plagiotropen Seitensproß anderer Pflanzen. Er offenbart eine ausgesprochene Dorsiventralität, die sich vor allem bei *Oe. ammophila* auch äußerlich deutlich zeigt, so daß man mit Leichtigkeit eine Ober- und Unterseite der Pflanze erkennen kann.

Auch bei Beobachtungen, die ich an *Oe. ammophila* auf Norderney vornahm, fand ich eine Bevorzugung einer bestimmten Richtung. Jedoch fand ich hier eine Abhängigkeit der Neigung von der Abfallsrichtung des Hügelabhanges, an dem die Pflanzen stehen. So waren z. B. von einer Gruppe von 25 Pflanzen, die an einem Südhange standen, 23 nach Süden und nur je eine nach Westen und Osten geneigt. Auch hier neigen also die Pflanzen, die zusammen auf demselben Standort stehen, nach derselben Seite. Maßgebend für die Richtung der Neigung ist aber die Abfallsrichtung des Hügels, an dem die Pflanzen stehen. Nur einzelne Pflanzen sind in einer Richtung geneigt, die seitlich zur

Böschung des Hügels liegt. Eine dem Abhang des Hügels direkt entgegengerichtete Neigung der Pflanzen ist sehr selten. In diesem Fall muß natürlich die herabgekrümmte Spitze der Pflanze den Boden beinahe berühren. Auf ebenem Standort erfolgt die

| Standort | Richtung der Pflanzen N | NO | O | SO | S | SW | W | NW |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| eben . . . . . . . . . | 25 | 7 | 17 | 8 | 25 | 2 | 21 | 8 |
| nach Norden abfallend . | 3 | . | . | . | . | . | . | . |
| nach Osten abfallend . | . | 1 | 11 | . | . | . | . | . |
| nach Südosten abfallend | . | . | 1 | 28 | 2 | . | . | . |
| nach Süden abfallend . | . | . | 2 | 2 | 44 | . | 5 | . |
| nach Westen abfallend . | . | . | . | . | 1 | . | 5 | . |

Tabelle 1.[1])

Neigung nach allen Seiten gleich häufig. Die scheinbare Abhängigkeit der Neigung von der Richtung der Böschung ist eine Wirkung des Lichts. Die Pflanzen an einem Abhang erhalten vorwiegend Licht aus der Himmelsrichtung, nach der der Abhang abfällt. In diese Richtung stellen sich die Oenotheren ein. Geringe Differenzen, der an sich am Meeresstrande großen Lichtintensität wirken also richtend auf sie ein. Ein starkes Lichtbedürfnis der Oenotheren zeigt sich auch darin, daß an den lichtärmeren Nordhängen nur sehr wenige Exemplare wachsen. Ich fand speziell auf Norderney *Oe. ammophila* nur an der Seeseite der Insel, und zwar wuchs sie hier fast nur hinter der ersten Dünenkette auf ebenen Standorten und mit besonderer Vorliebe an den nach Südosten, Süden und Südwesten gerichteten Hängen der Dünen, wo die Pflanzen also der stärksten Lichtwirkung ausgesetzt waren. Ob neben den Lichtverhältnissen noch andere Bedingungen, wie z. B. Windverhältnisse, auf das Vorkommen der Oenotheren an einer bestimmten Stelle von Einfluß sind, wurde nicht untersucht. Daß die „Binnenseite der Stranddünen der bevorzugte Standort der *Oe. ammophila* ist", bemerkt auch Focke[2]). Einen solchen Standort bevorzugt auch die *Oenothera*, die von Bostock und John Shepperd in Millionen von Exemplaren an der englischen Küste nördlich Liverpool zwischen der 1. und 2. Reihe der Dünen beobachtet wurde und die von Mac Dougal[3]) als *Oe. Lamarckiana* gedeutet wurde.

Die Sproßneigung wurde auf Norderney an 100 *ammophila*-Pflanzen auf sehr verschiedenen Standorten gemessen. Sie betrug im Durchschnitt 35,8° (Maximum 59°, Minimum 15°). Dabei

[1]) Bei diesen Zählungen wurde die Abfallsrichtung des Hügels als Hauptrichtung angenommen und nur die deutlich von dieser Richtung abweichenden Pflanzen wurden einer anderen Rubrik zugeteilt.

[2]) Abh. d. naturw. Ver. Bremen. 18. 1905. S. 186.

[3]) Mac Dougal, Vail u. Shull, Mutations usw. Washington 1907. p. 7.

erwies sich das Maß der Sproßneigung (Größe des Sproßneigungswinkels) als unabhängig von der wechselnden Steilheit des Abhanges, an dem die Pflanzen standen.

Die Sproßneigung von *Oe. cruciata* wurde an 30 Pflanzen, von denen die Mehrzahl eben in Blüte stand, im Botanischen Garten zu Münster genauer untersucht. Die gefundenen Werte sind in Tab. 2 wiedergegeben. Die Messungen für die 2.—4. Rubrik fanden am 11./7. statt. Die zweite Rubrik (*α*) gibt die Größe des Sproßneigungswinkels an. Diese beträgt im Durchschnitt für die 30 Pflanzen 14,0$^{0}$, ist also bedeutend geringer als bei den *ammophila*-Pflanzen auf Norderney (35,8$^{0}$).

| | junge Pflanzen | | | abgeblühte Pflanzen | | | junge Pflanzen | | | abgeblühte Pflanzen | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nr. | *α* | Höhe cm | *β* | *α* | Höhe cm | Nr. | *α* | Höhe cm | *β* | *α* | Höhe cm |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | 20 | 78 | 13 | 22 | 110 | 16 | 13 | 82 | 25 | 14 | 114 |
| 2 | 13.5 | 108 | 30 | 16 | 147 | 17 | 12 | 97 | 25 | 13 | 123 |
| 3 | 10 | 106 | 5 | 19 | 136 | 18 | 11.7 | 88 | 10 | 10 | 102 |
| 4 | 17 | 85 | 20 | 16 | 122 | 19 | 15.2 | 65 | 35 | 16 | 104 |
| 5 | 13 | 79 | 18 | 16 | 125 | 20 | 16 | 94 | 15 | 14 | 128 |
| 6 | 17 | 94 | 18 | . | . | 21 | 16 | 110 | 25 | 19 | 138 |
| 7 | 13.5 | 113 | 10 | 12 | 139 | 22 | 17.5 | 82 | 25 | 21 | 135 |
| 8 | 16.5 | 52 | 8 | 17 | 105 | 23 | 14 | 62 | 20 | 13 | 95 |
| 9 | 15 | 89 | 8 | 15 | 127 | 24 | 14.5 | 80 | 35 | 22 | 120 |
| 10 | 15 | 90 | 7 | 17 | 135 | 25 | 15 | 90 | 0 | 13 | 138 |
| 11 | 12.5 | 87 | 6 | 25 | 140 | 26 | 12 | 90 | 20 | 15 | 137 |
| 12 | 11.5 | 97 | 10 | 15 | 147 | 27 | 11.5 | 92 | 5 | 14 | 142 |
| 13 | 14.5 | 88 | 10 | 16 | 124 | 28 | 12.2 | 72 | 7 | 14 | 106 |
| 14 | 17.5 | 97 | 15 | . | . | 29 | 12.5 | 97 | 40 | 18 | 125 |
| 15 | 13.2 | 72 | 25 | . | . | 30 | 9 | 89 | 25 | 14 | 130 |

Tabelle 2.

Nach 6 Wochen wurden dieselben Pflanzen, die nun fast alle abgeblüht hatten, nochmals gemessen (Rubrik 5 u. 6). Die Sproßneigung hat im Durchschnitt um ungefähr 2$^{0}$ zugenommen. Diese Zunahme ist aber auf das Gewicht der samentragenden Spitze zurückzuführen. Schneidet man diese ab, so hebt sich der stehenbleibende Stumpf um 2—3$^{0}$. Wie die Gestalt der Pflanzen zeigt, erfolgt nach Beginn der Blüte nach und nach eine zunehmende Hebung des Sprosses in seinen neu zuwachsenden Teilen, so daß der obere Teil des Sprosses dadurch etwas aufgerichtet erscheint.

Um zu sehen, welche Reaktion die Pflanze zeigen würde, wenn der Sproß gewaltsam aus seiner natürlichen Lage und Richtung gebracht wird, wurden 2 *ammophila*-Pflanzen senkrecht eingetopft. Die Sproßneigung wurde dadurch aufgehoben, nicht aber die Spitzenneigung. Eine Pflanze wurde nun mit der Spitze nach Süden und die andere mit der Spitze nach Norden gerichtet, aufrecht aufgestellt. Nach einigen Tagen zeigte sich, daß der unterhalb der Wachstumszone gelegene Teil des Sprosses senkrecht geblieben war. Das weitere Wachstum erfolgte aber nicht senkrecht nach oben, sondern unter einem Winkel, so daß der

Sproß einen scharfen Bogen machte und die Sproßneigung in dem neu zugewachsenen Teil wieder in Erscheinung trat. Sie betrug in diesem Fall 40°, und zwar sowohl bei der mit der Spitze nach Süden als bei der nach Norden gerichteten Pflanze. In einem ähnlichen Versuch wurde eine *ammophila*-Pflanze senkrecht aufgerichtet und so festgebunden. Nach einigen Tagen war in dem neugewachsenen Stück die Sproßneigung wieder deutlich zu erkennen. Sie betrug in diesem Fall vor dem Versuch 45°, nachher 40°, so daß also von dem neugewachsenen Teil ungefähr die frühere Lage des Sprosses wieder eingenommen wurde. Bei Wiederholung des Versuches mit derselben Pflanze jedoch später, gegen Ende der Blütezeit, kehrte der neugewachsene Teil des Sprosses nicht in die frühere Lage, die einem Neigungswinkel von 40° entsprach, zurück, sondern hatte nach einigen Tagen nur eine Neigung von 14° erreicht. Dieses Ergebnis erklärt sich daraus, daß gegen Ende der Blütezeit der Sproß, wie schon erwähnt, das Bestreben zeigt, sich nach und nach etwas aufzurichten. In all diesen Fällen, auch bei ziemlich einseitiger Beleuchtung, erfolgte beim Versuch die Sproßneigung so, daß die frühere Unterseite der Pflanze wieder der Erde zugekehrt wurde. Das Licht hat auf

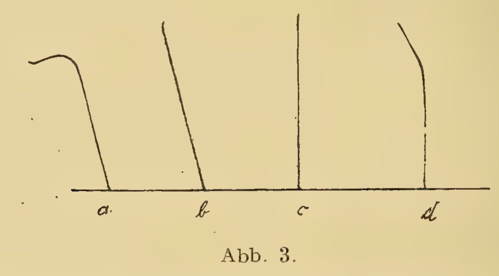



Abb. 3.

diese Erscheinung keinen unmittelbaren Einfluß. Die Richtung in der die Sproßneigung erfolgt, ist durch die physiologische Dorsiventralität bestimmt, die dem jungen, anfangs noch vollkommen radiären Schößling induziert wird. Daß die Sproßneigung bei älteren Pflanzen mit bereits induzierter Dorsiventralität auch ohne die Mitwirkung des Lichtes zustande kommt, beweisen die Versuche in der Dunkelkammer. Sprosse von *cruciata*- und *ammophila*-Pflanzen (Fig. 3 a), deren Spitzenneigung durch mehrtägigen Aufenthalt in der Dunkelkammer (vgl. S. 215) zum Verschwinden gebracht war (Fig. 3 b), die also gerade waren, wurden im Dunkeln senkrecht aufgestellt (Fig. 3 c). Nach 24 Stunden war in der Wachstumszone ungefähr 8 cm unterhalb der Spitze ein deutlicher Knick entstanden, und die Spitze oberhalb dieser Stelle hatte die Sproßneigung angenommen (Fig. 3 d).

Am 29./7. wurden 6 junge *cruciata*-Pflanzen gemessen, und zwar so, daß ein Lineal als Verbindungslinie (d—a in Fig. 1) von der Spitze der Pflanze zur Wurzel gelegt und dann der Winkel, den das Lineal mit der Senkrechten über der Wurzel bildete, gemessen wurde. Das Ergebnis der Messungen zeigt die Zusammenstellung:

| Nr. | 10 Vorm. | 7 Nachm. | Höhe | Nr. | 10 Vorm. | 7 Nachm. | Höhe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 12° | 15.5° | 24 cm | 4 | 8.5° | 16° | 21 cm |
| 2 | 9 | 11 | 22 „ | 5 | 7° | 8° | 16 „ |
| 3 | 7 5 | 13 | 23 „ | 6 | 10° | 16° | 22 „ |

Wie zu ersehen ist, ist die Neigung der ganzen jungen Pflanze noch nicht so groß als die Sproßneigung der blühenden Pflanzen. Abends ist die Neigung bedeutend stärker als vormittags. Diese Zunahme der Neigung über Tag ist hauptsächlich auf die Neigung der Spitzen der Pflanzen zurückzuführen, die im Lauf des Tages zunimmt. Bei etwas älteren Pflanzen mit verholztem Sproß behält dieser seine Lage dauernd bei und die Spitze führt regelmäßige photonastische Bewegungen aus so, daß sie sich bei Tage senkt und bei Nacht hebt (vgl. Fig. 2). Dieser Bewegung entsprechend, ändert sich also im Lauf von 24 Stunden der Spitzenneigungswinkel. Er ändert sich ferner im Lauf des Lebens einer Pflanze, indem er allmählich zunehmend ein Maximum erreicht, um dann wieder abzunehmen und zuletzt zu verschwinden.

Die Spitzenneigung wurde auf Norderney an *ammophila*-Pflanzen, die in der Mehrzahl soeben die ersten Blüten entfaltet hatten, am 15./7. zwischen 11 und 12 vormittags gemessen. Sie zeigte bei den einzelnen Individuen sehr große Unterschiede. Bei 30 gemessenen Pflanzen wurde ein Durchschnittswert von 71° (Maximum 120°, Minimum 50°) ermittelt. Die Spitzenneigung von 30 *cruciata*-Pflanzen, die ebenfalls eben anfingen zu blühen, wurde am 11./7. gemessen. Die 4. Rubrik ($\beta$) der Tab. 2 enthält die gefundenen Werte. Nr. 1—15 wurden vormittags, Nr. 15—30 nachmittags gemessen. In der Zwischenzeit hat die Neigung um etwa 7° zugenommen. Sie beträgt morgens rund 13°, nachmittags etwa 20°, ist also bedeutend kleiner als bei gleichaltrigen *ammophila*-Pflanzen auf Norderney.

Um den Verlauf der Spitzenneigung genau zu verfolgen, wurde der Spitzenneigungswinkel an 12 *ammophila*-Pflanzen am 1./8. und 2./8. im Verlauf von 30 Stunden alle 3 Stunden gemessen. Fig. 4 zeigt die für 5 Pflanzen aus den gefundenen Zahlen konstruierten Kurven. Auf der Abszisse sind die Stundenzahlen, auf der Ordinate die Neigungswinkel in Graden eingetragen. Je höher die Kurve steigt, um so mehr senkt sich die Spitze der Pflanze und umgekehrt. Die Zu- und Abnahme der Krümmung verläuft bei den verschiedenen Pflanzen gleichmäßig, einerlei ob sie an sich einen großen oder kleinen Neigungswinkel haben. Kurve Nr. 6 ist von einer jungen *cruciata*-Pflanze gewonnen. Es zeigt sich, daß der Verlauf der Krümmung bei *cruciata* und *ammophila* ein sehr ähnlicher ist. Die Spitzenneigung ist aber bei *cruciata* bedeutend kleiner. Von ungefähr 9 Uhr vormittags bis 9 Uhr nachmittags nimmt die Krümmung zu. Der Sonnenuntergang war am 1./8. um 8.17. Gegen 9 Uhr wurde es dunkel. Mit Eintritt der vollen Dunkelheit setzte bald die Aufrichtung der Spitze ein

und ging bis gegen 9 Uhr vormittags weiter. Der Sonnenaufgang erfolgte am 2./8. um 4.52. Um $^1/_2$5 Uhr war es bereits ganz hell und um 7 Uhr empfingen die Pflanzen direktes Sonnenlicht. Die

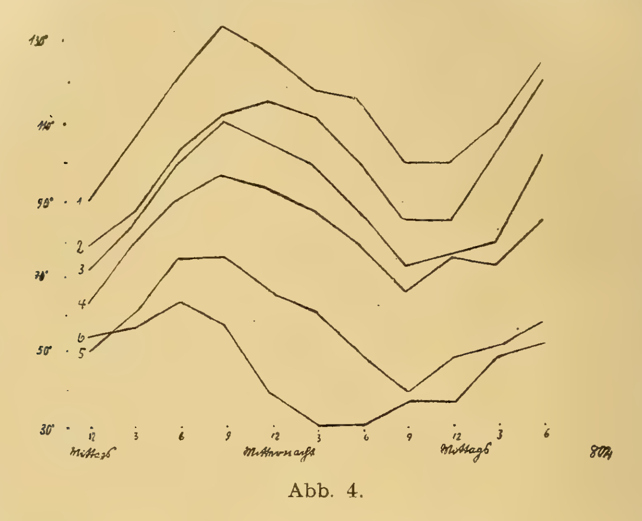



Abb. 4.

Aufrichtung ging also noch weiter, während schon 4 Stunden lang volles Tageslicht herrschte.

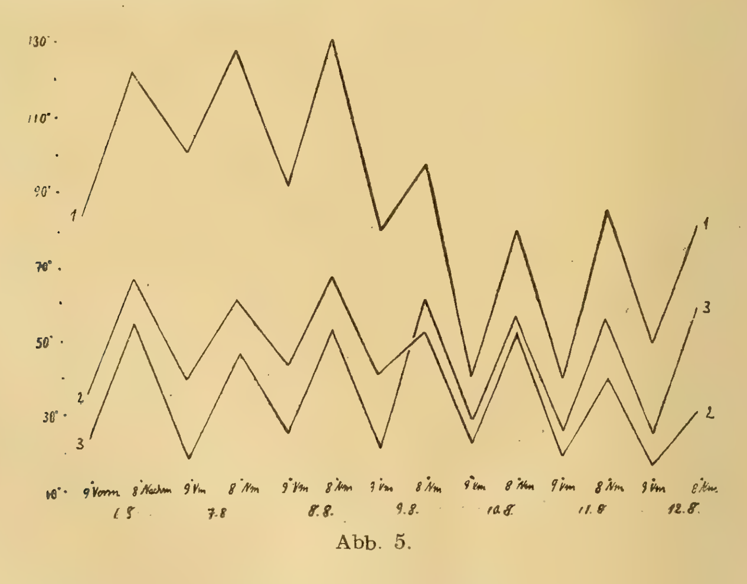



Abb. 5.

Zur genaueren Bestimmung der Stunde, in der die Umkehr in der Bewegung der Spitze erfolgt, wurden am 11./8. und 12./8. abends und morgens stündliche Messungen vorgenommen. Der Wendepunkt der Bewegung wurde am 11./8. morgens zwischen 7 und 9 Uhr, am 12./8. morgens zwischen 8 und 10 Uhr, am 11./8.

und am 12./8. abends zwischen 8 und 11 Uhr gefunden. Der Umkehrungspunkt in der Bewegung lag bei den verschiedenen Individuen zu sehr verschiedenen Zeiten. Auch bei gleichen Individuen wurde er an aufeinander folgenden Tagen zu sehr verschiedenen Stunden gefunden. Die Spitze kehrt also an gleichen Stunden verschiedener Tage nicht in die gleiche Lage zurück. Das zeigt des Näheren Fig. 5.

An 14 *ammophila-* und *cruciata*-Pflanzen wurden in einer Reihe von 7 Tagen täglich morgens um 9 und nachmittags um 8 die Spitzenkrümmung gemessen. Die gefundenen Werte sind für 2 *ammophila-* (Nr. 1 und 2) und 1 *cruciata*-Pflanze (Nr. 3 in Fig. 5) graphisch dargestellt. Die Bewegung der Spitze ist an den verschiedenen Tagen verschieden groß. Der Unterschied zwischen Morgen- und Abendstellung betrug am 6./8. für die *ammophila*-Pflanzen 36°, am 9./8. nur 18°. Die *ammophila*-Pflanzen zeigten während der Beobachtungszeit eine nach und nach abnehmende Stärke der Spitzenneigung. Das ist darauf zurückzuführen, daß die Beobachtungen zu einer Zeit begannen, wo die Pflanzen schon lange blühten. In dem Maße, als sich die Pflanzen dem Ende der Blütezeit nähern, nimmt die Spitzenkrümmung ab. Am 19./8. 9 Uhr vormittags betrug sie für Nr. 1 nur noch 10°, für Nr. 2, die bereits abgeblüht hatte, 0°. Bei den *cruciata*-Pflanzen ist die Spitzenneigung am 27./8. verschwunden. Sie nimmt hier bald nach Beginn der Blüte nach und nach ab, indem gleichzeitig der gebogene Teil der Sproßspitze immer kürzer wird. Wenn die letzten entwicklungsfähigen Knospen aus den Achseln ihrer Deckblätter hervortreten, um in 5—6 Tagen zur Blüte zu gelangen, ist die Spitzenkrümmung verschwunden. Die Spitze hat sich dann bis in die Richtung des Sprosses gehoben und bleibt in dieser Lage. Gleichzeitig stellt die Pflanze ihr Wachstum ein. Bei *ammophila* ist der Vorgang ebenso, nur daß hier auch während der Blütezeit die Spitzenneigung noch stark ist, und erst spät deutlich abnimmt.

Außer zu der bisher beschriebenen Bewegung ist die Spitze junger *cruciata*-Pflanzen noch zu einer annähernd horizontalen phototropischen Bewegung befähigt. Diese Bewegung ist bei Pflanzen von ungefähr 25 cm Höhe sehr deutlich und vollzieht sich derart, daß die herabgeneigte Spitze des Morgens etwas nach Osten und abends etwas in westlicher Richtung gewendet wird, also bestrebt scheint, jeweils in die Richtung des stärksten Lichteinfalles zu gelangen. Am deutlichsten ist diese Bewegung bei den nach Süden geneigten Pflanzen. Hier folgt die Spitze bis zu einem gewissen Grade der Bewegung der Sonne. Der dabei von der Spitze in horizontaler Richtung durchmessene Weg entspricht ungefähr einem Winkel von 25°. Diese Wendung der Spitze nach der Sonne erfolgt bei den jungen Pflanzen an der Stelle, wo auch die Spitzenneigung erfolgt. Jedoch zeigt die äußerste, 2—3 cm lange Spitze die stärkste Reaktion, indem sie meist stärker gewendet wird als die übrige Spitze. Die äußerste Spitze behält auch bei blühenden Pflanzen diese Fähigkeit, sich in die Richtung

der Sonne einzustellen, bei. Morgens ist sie etwas nach Osten, abends etwas nach Westen gerichtet. An dem ganzen Bestande der gleichgerichteten *cruciata*-Pflanzen war diese Erscheinung deutlich zu sehen, und zwar war die Wendung nach Osten im August schon morgens vor 7 Uhr zu erkennen, zu einer Zeit, als die Pflanzen noch kein direktes Sonnenlicht empfingen.

Starke Lichtempfindlichkeit zeigen auch die Blätter der einjährigen *ammophila*-Rosetten. Die nach Westen gerichteten Blätter heben sich morgens, während die nach Osten gerichteten sich abends erheben, um sich in günstige Lichtlage zu bringen. Nachts richten sich die jungen Blätter auf und schließen sich tulpenartig aneinander.

Auch die Lage der Wurzeln im Boden wurde untersucht. Bei den *ammophila*-Pflanzen auf Norderney wurde gefunden, daß die Wurzeln von Pflanzen, die auf ebenem Boden wachsen, wie zu erwarten war, senkrecht herab in der Richtung des Erdradius wachsen. Wurzeln von Pflanzen, die am Abhange stehen, wachsen jedoch nicht in der Richtung des Erdradius, sondern weichen bedeutend von dieser Richtung ab und nähern sich einer zum Abhange senkrechten Lage. Diese Richtung kommt wohl durch hydrotropisches Wachstum der Wurzeln zustande.

Einige Versuche sollten die Abhängigkeit der Spitzenneigung von äußeren und inneren Bedingungen klären. Eine *ammophila*-Pflanze, deren Sproßneigung 27° betrug, wurde nach vorn geneigt und in horizontaler Lage befestigt. Das obere Stück des Sprosses mit der Spitze hebt sich innerhalb 24 Stunden um 26°, innerhalb 48 Stunden um 40°. Nach 72 Stunden hat es sich um 50° gehoben und wächst nun unter diesem Winkel weiter, so daß also die Sproßneigung oberhalb der Krümmungsstelle nunmehr 40° beträgt. Der neuzugewachsene Teil des Sprosses erreicht also auch bei diesem Versuch (vgl. S. 210) die frühere Lage des Sprosses (27°) annähernd wieder, und zwar ist in diesem Fall die Sproßneigung nach dem Versuch etwas größer als vor dem Versuch. Der Punkt, an dem die Aufwärtskrümmung beim Versuch erfolgt, liegt nicht an der Stelle, wo die Spitzenkrümmung erfolgt, so daß diese durch die Aufwärtskrümmung aufgehoben würde, sondern etwa 3 cm mehr zur Wurzel hin. Die Spitzenkrümmung bleibt erhalten und die Bewegungen der Spitze gehen weiter. Die Spitzenneigung wurde also durch das Bestreben des Sprosses, sich aus der horizontalen Lage zu erheben, nicht beeinflußt. Eine Reihe von gleichen Versuchen mit *cruciata*-Pflanzen hatte entsprechende Ergebnisse.

Eine *ammophila*-Pflanze, die nach hinten bis zur horizontalen Lage gebogen wurde, so daß die früher dem Boden zugekehrte Seite nun oben war und die Spitze schräg nach oben zeigte, befreite ihre Spitze aus der Rückenlage dadurch, daß sie die Spitze erst senkrecht aufrichtete und dann unter gleichzeitiger Wendung wieder neigte. Nach 48 Stunden waren Sproß- und Spitzenneigung wieder vorhanden und der Sproß hatte in seinem oberen Teile

seine frühere Lage und Richtung ungefähr wieder erreicht. Merkwürdig erscheint in diesem wie im vorigen Versuch, daß die Aufrichtung des Sprosses an einer anderen Stelle erfolgt als die durch das Licht bedingte Spitzenneigung.

Eine Pflanze, deren Spitzenneigung 22° betrug, wurde vormittags verdunkelt. Normalerweise hätte nun im Lauf des Tages die Spitzenneigung zunehmen müssen. Sie nahm unter dem Einfluß der Verdunkelung aber ab und betrug um $7^1/_2$ Uhr nachmittags 20°. Am folgenden Morgen um 9 Uhr betrug sie 14°, abends 10° und am dritten Tage morgens 5°, abends 0°. Innerhalb von 3 Tagen richtete sich die Spitze also auf. Sie erreichte aber nicht die senkrechte Lage, sondern stellte sich in die Verlängerung des unteren Teiles des Sprosses ein, der in diesem Fall um 30° geneigt war und auch in seinem oberen Teile diese Neigung während der Verdunkelung beibehielt. Das weitere Verhalten konnte nicht beobachtet werden, weil die Versuchspflanzen vergilbten.

Um die Spitzenneigung aufzuheben, ist nicht volle Verdunkelung nötig. Schon das gedämpfte, allseitig gleichmäßige Licht eines Gewächshauses genügte, um sie zum Verschwinden zu bringen. Die Spitzenneigung ist also lediglich durch das Licht bedingt. Bei Entziehung des Lichts verschwindet sie bald und die Spitzenbewegungen hören auf, ohne nachzuklingen.

Um die Beeinflußbarkeit der Spitzenneigung noch weiter zu untersuchen, wurden durch experimentellen Eingriff 4 *ammophila*-Pflanzen so verändert, daß Nr. 1 die äußersten 3 mm (Vegetationspunkt) von der Spitze, Nr. 2 alle Blüten und Knospen, Nr. 3 alle Blüten und Knospen und die Blätter an der Spitze, Nr. 4 das obere 3 cm lange Stück der Spitze abgeschnitten wurde. Diese Pflanzen wurden gleichzeitig mit normalen Pflanzen während einer Woche täglich morgens und abends auf ihre Spitzenneigung untersucht. Diese erfolgte bei Nr. 1 ganz normal. Bei Nr. 2 waren die Bewegungen etwas lebhafter, bei Nr. 3 etwas unregelmäßiger als bei unveränderten Pflanzen. Nr. 4 zeigte während der ersten 3 Tage einen ganz normalen Verlauf der Bewegungen. Dann wurden sie nach und nach etwas schwächer. Die Spitze, die die Bewegungen ausführte, wurde natürlich nach und nach kürzer, da ja der Vegetationspunkt entfernt war. Eine Bewegung war noch zu erkennen, als die Spitze nur noch 2 cm lang war. Ebenso endete später die Bewegung bei Nr. 1. Nr. 1 und 4 verhielten sich wie bald abgeblühte normale Pflanzen, bei denen auch am Ende der Vegetationsperiode die bewegliche Spitze immer kürzer und die Bewegungen immer schwächer werden. Es wurde also trotz aller Eingriffe die Spitzenbewegung von allen Versuchspflanzen ausgeführt. Eine bestimmte Perzeptionsstelle des die Bewegung bedingenden Lichtreizes wurde nicht gefunden und eine wesentliche Beeinflussung der Bewegung wurde nicht erreicht.

## Zusammenfassung.

1. Die Hauptsprosse der untersuchten Oenotheren stehen nicht senkrecht, sondern schräg (Sproßneigung). Die Pflanzen besitzen eine ihnen in der Jugend induzierte physiologische Dorsiventralität, die auch äußerlich in einem deutlichen Unterschied zwischen Ober- und Unterseite zutage tritt. Die experimentell aufgehobene Sproßneigung tritt bei älteren Pflanzen auch im Dunkeln, also unabhängig von Licht und Lichtrichtung wieder ein. Die „Unterseite" der Pflanzen wird wieder dem Boden zugekehrt.

2. Der obere Teil des Sprosses ist gegen den unteren Teil geneigt (Spitzenneigung). Die gesenkte Spitze führt photonastische Bewegungen aus. Die täglich ausgeführte Bewegung erreicht ein Maximum um die Zeit der Blüte und verschwindet mit dem Ende der Blütezeit.

3. Die untersuchten Pflanzen zeigen eine große und verschiedenartige Reaktionsfähigkeit gegenüber Lichtwirkung. Bei ganz geringer Einseitigkeit der Beleuchtung stellt sich auch bei Pflanzen auf sonnigen Standorten die Spitze in die Richtung des stärksten Lichteinfalles ein. Die Sproßneigung erfolgt dann in dieser Richtung.

4. Eine gleichzeitige Reaktion auf Lichtreiz und Schwerkraft erfolgt in zwei verschiedenen Zonen.

---

# Der gegenwärtige Stand der Membranforschung.

Von

**W. Gleisberg,** Proskau O.-S.

Der Begriff der pflanzlichen Zellmembran umfaßt sowohl alle Hüllbildungen, die den nackten Protoplasmakörper allseitig umgeben und von anderer Konsistenz sind als der eigentliche Zelleib, als auch solche, die, ebenfalls von anderer Konsistenz, in Zellverbänden einseitig alle Zellen in gleicher Weise überlagern. Die Membranen sind Produkte von Umsetzungen, die sich im Plasma vollziehen, als Antwort der Plasmakonstitution auf äußere Bedingungen. Dabei ist es gleichgültig, ob diese Bildungen ihre Entstehung einem Umwandlungsprozeß des äußeren Plasmas oder einem Sekretionsvorgange verdanken. Die Möglichkeiten zur Schaffung derartiger Bildungen sind unbegrenzt und die äußeren Bedingungen, unter denen das lebende Plasma schafft, sind ungeheuer mannigfaltig. Dennoch reagiert das Plasma nicht immer auf scheinbar verschiedene Bedingungen verschieden, sondern allem Entstehen liegt offenbar ein „Plan"[1]) zugrunde, der für das Plasma in seiner Wesensart zwingend ist und der sich nicht nach der allgemeinen Verschiedenheit der Bedingungen richtet, sondern nach der Art und Weise, wie diese Bedingungen das Plasma beeinflussen. In diesem Sinne sind z. B. einerseits Wüstenhitze, andererseits trockner, steiniger Boden in bezug auf die „Notwendigkeit, das Zellwasser zusammenzuhalten" — trotz der äußeren Verschiedenheit dieser Bedingungskomplexe — für das Plasma als gleiche Agentien zu werten. Würden wir die Konstitution des komplizierten Plasmamoleküls bis in die kleinsten Einzelheiten kennen, würden wir ferner von allen äußeren Bedingungskomplexen gerade die das Plasma beeinflussenden Teilagentien kennen, wüßten wir endlich die Reaktionen des Plasmas auf diese, dann wäre uns für die Aufdeckung des zugrundeliegenden Planes zwar recht viel geholfen, doch alles spekulative Hinausgehen über die Tatsachen schafft unser Verstand, setzt dadurch der Tätigkeit des Plasmas Zwecke und gibt ihm Ziel-

[1]) Nicht als Entelechie, sondern als chemisch-physikalisches System.

strebigkeit.[1]) Wir wissen aber von alledem nur sehr wenig: von der Aufdeckung der Konstitution des Plasmamoleküls sind wir noch ebenso weit entfernt wie von der Erkenntnis der anderen Faktoren, die uns den Arbeitsplan enthüllen könnten, und daraus erklärt sich auch das Herumtasten und Schwanken in allen Fragen, die von dem Aufbau und der chemischen Zusammensetzung pflanzlicher Zellmembranen handeln. Wenn wir trotzdem in die Überfülle der Erscheinungen und die noch größere Fülle ihrer Deutungen einheitliche, ordnende Gedanken bringen, so kann dies nur ein Versuch zur Förderung unseres Verständnisses sein und keine Erklärung. Ein Weg, alle Erscheinungen einzuordnen, ist uns in der Hypothese der Entwicklung gewiesen, die jede größere Differenzierung — also auch der Membranen — als höhere Stufe auffaßt. Dabei wird es dann offenbar, daß die verschiedenartige Ausbildung der Zellmembran als Mittel zur Stützung, ja sogar möglicherweise zur Revision von Stammbäumen benutzt werden kann.[2]) Wenn hier von Typen der Zellmembranen die Rede ist — Eiweiß-, Chitin-, Zellulose-, Holz-, Korkmembran —, so handelt es sich nicht um etwas scharf gegeneinander Abgegrenztes. Denn einerseits besteht fast überall ein Übergang in chemischer Hinsicht, andererseits kann in der Ontogenie ein Typus aus dem anderen hervorgehen, ohne die Charaktere des Ursprungstypus vollständig zu verlieren. Als Rahmen für die Behandlung der Typen wird der Stammbaum benutzt und in diesem Rahmen wird aufgezeigt werden, welcher Typ mit eventuellen Variationen verwirklicht ist.

An der Wurzel des hier zugrunde gelegten Systems stehen die Bakterien. Schon auf dieser untersten Stufe „erfand" das Plasma eine Hüllschicht. 2 Wege schlug es dabei ein: zur Zellulose und zum Chitin. Man kann beide Stoffe als Aufbau- bzw. Abbauprodukte des Plasmas auffassen. Und die Annahme liegt nahe, daß die Zellulose, wie die ihr nahestehende Stärke, ein ursprüngliches, kein Sekretions-, also Abbauprodukt und das Chitin, dessen Abbauprodukte denen der Proteine nahestehen, ein Sekretionsprodukt darstellt, das sich bei einer Überfülle von Stickstoff in der Ernährung einstellen kann. Und noch eine weitere „Erfindung" macht das Plasma auf dieser niederen Stufe. Die meisten Bakterien sind außer der festen noch von einer teils stickstoffhaltigen, teils stickstofffreien schleimigen Membranschicht umgeben, und durch Verkleben mehrerer Zellchen zu kleineren oder größeren Gruppen wird auf primitive Weise eine Zellgemeinschaft gebildet, die dann als „Interessengemeinschaft beim Nahrungserwerb" auftritt, vielleicht auch gegen Feinde besser „geschützt" ist, die zwar das einzelne Bakterium fassen, die Kolonie aber nicht anrühren. Neben den Formen mit Membran

---

[1]) Gleisberg, Mechanische Naturerklärung und organische Zweckmäßigkeit. (Natw. Wochenschr. 1920, Nr. 26); dort Näheres über Sinn und Wert der hier zum Teil durchgeführten Zweckbetrachtung.

[2]) Wobei man sich bewußt bleibt, daß das „künstliche System" durch den chemischen Maßstab nicht zu einem „natürlichen" wird.

gibt es in den Myxobakterien solche ohne feste Hülle, bei denen es bisher unmöglich war, auch nur eine Schicht anders strukturierten Plasmas als Hüllschicht mit Gewißheit festzustellen. Und doch scheinen diese den Myxomyceten nahezustehen, bei denen, wie später gesagt wird, Zellulose und Chitin nachgewiesen ist. Durch Ausbildung einer Hülle vermochte das Plasma die Kugelgestalt zu verlassen, die ja für einen Plasmatropfen als Flüssigkeitstropfen die physikalisch allein mögliche ist. Der winzige Plasmatropfen eines Bakteriums erlangt durch die Formversteifung in Gestalt einer Membran größere Beweglichkeit, denn er kann langgestreckte Körperformen bilden. Er erlangt ferner eine „Schutzhülle" infolge der größeren Resistenz der Membran, ein Faktor, der bei den von Membran umgebenen Kugelbakterien sicherlich als alleinige Funktion der Membran angenommen werden muß.

Über die Entstehung der Bakterienmembran, ja selbst ihre chemische Zusammensetzung, ist Klarheit bisher nicht erzielt worden. H. Miehe[1]) sagt: „Die Membran der Bakterien besteht nur in seltenen Fällen aus Zellulose, meist ist sie stickstoffhaltig wie die der Pilze. Sie ist sehr dünn und ohne wahrnehmbare Skulpturen." Demgegenüber glaubt Iwanoff[2]) aus seinen Untersuchungen mit Bestimmtheit auf Chitin schließen zu dürfen, und Viehoefer[3]) wies bei *Bacillus alvei, amylobacter, subtilis, Sarcina ureae* usw. Chitin nach. Jedenfalls wurde mit Sicherheit Stickstoff in den Zellmembranen der Essigbakterien und der Heubazillen festgestellt.

Von den Bakterien führt der Hauptstamm zu den Flagellaten, ein Nebenstamm zu den Cyanophyceen.

Die Untersuchungen von Hegeler und Kohl[3]), nach denen die Membran der Cyanophyceen chitinös ist, würden diese Klasse den chitinführenden Bakterien besonders nahestellen. Bei den *Nostoc*-Arten bestehen im Gegensatz zu den vegetativen Zellen die Membranen der Heterozysten aus Zellulose. Die Stoffwechselvorgänge in den Heterozysten sind offenbar andere als in den chitinösen Fadenzellen. Sie führen ja auch zu einem frühzeitigen degenerativen Abbau des Plasmas. Die Heterozysten beteiligen sich auch nicht an der Eigentümlichkeit der chitinösen Membran, in den äußersten Schichten zu einer Gallerte zu verquellen, die allen Cyanophyceen eigen zu sein scheint. In dieser Gallerte sollen Pektinstoffe die Hauptrolle spielen, chemische Substanzen, die vielleicht schon in den stickstofffreien schleimigen Hüllen der Bakterien auftreten, bei der Kleinheit der Objekte aber nicht erwiesen werden können. Auf die große Bedeutung der Pektinstoffe für den Membranbau wird später näher eingegangen werden. Nach Lemaire[2]) ist die Gallertscheide von *Stigonema, Lyngbya* und anderen Formen aus Schizophykose, einem Kohlenhydrat, zusammengesetzt, das kleine Unterschiede gegen-

[1]) Miehe, H., Bakterien. (Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 1.)
[2]) Czapek, Biochemie d. Pflanzen. Bd. 1. Jena 1905. } Dort weitere
[3]) Molisch, Mikrochemie d. Pflanze. Jena 1913. } Lit.-Angab.

über der Zellulose aufweist, die von *Stylonema*- und *Tolypothrix*-Arten aus Zellulose und Schizophykose. Die Bedeutung der Gallerte besteht wie bei den Bakterien in der Bildung von Zellkolonien innerhalb gemeinsamer Schichten, z. B. Fäden innerhalb von Gallertscheiden bei *Nostoc* und *Oscillaria* oder Päckchen von mehreren Zellen innerhalb von mehreren übereinandergeschichteten Gallerthüllen bei *Gloeocapsa polydermatica.*

Regelrecht durchgeführte, nicht nur auf Farbstoffreaktionen basierende Untersuchungen der Cyanophyceenmembran fehlen noch, nicht minder von der Membran der Flagellaten, zu denen der Hauptstamm von den Bakterien führt.

Neben Formen, deren Körper außen so wenig versteift ist, daß er zu amöboiden Bewegungen fähig ist, finden sich alle Übergänge der Versteifung der äußeren Hülle: von einer dünnen Haut, die noch geringfügige Formveränderungen gestattet, bei den pflanzlichen Formen bis zu starren Mänteln und festen Schalen, die zufällig allein den tierischen Vertretern eigen sind. Die einfachste Ausbildung einer Membran wird durch Erhärten der Außenschicht des Ektoplasmas erreicht. Es bildet sich eine sogenannte Pellicula, die elastisch ist und sogenannte metabolische Bewegungen gestattet, d. h. Bewegungen, die nur ein zeitweiliges Abweichen von der Ursprungsform darstellen. Ferner weist die Pellicula zierliche Skulpturen auf der Außen- und Innenseite auf: Felder, Gruben, Leisten, Furchen, Höcker (nach Doflein[1]). „Die chemische Analyse läßt die Pellicula von allen chitinösen Bildungen deutlich unterscheiden und erweist ihre Zusammensetzung aus Eiweißsubstanzen" sagt Doflein[1], und ferner, daß es nicht immer möglich ist, eine scharfe Trennungsschicht der äußersten ektoplasmatischen Schicht, des Corticalplasmas, von der Pellicula zu finden, daß im Gegenteil häufig beide ineinander überzugehen scheinen. Die Pellicula ist also eine Eiweißmembran, die als einfaches Umwandlungsprodukt des Ektoplasmas von Zellulose- und Chitinmembran wohl zu unterscheiden ist. Eine Form mit zarter Pellicula und Metabolie ist z. B. die saprophytisch lebende *Astasia* unter den *Euglenoidina.*

Ebenso wie in der Membran einer Euglenoidine, *Euglena spirogyra,* Eisenoxydhydrat-Einlagerung in die Membran nachgewiesen ist, bildet *Chrysococcus* aus der Ordnung der *Chromomonadina* starke kugelige, mit Eisenoxydhydrat gefärbte Schalen. Auf die Bedeutung des Eisenoxydhydrats in Membranen, die bei beiden Formen hier nicht näher erforscht ist, wird später noch eingegangen. Eine andere Chromomonadine *Chrysosphaerella* schreitet durch Gallertausscheidung zur Koloniebildung, lagert aber Kieselnädelchen ein, die die gemeinsame Gallerthülle erfüllen und einen besonderen „Schutz" darstellen.

Bei vielen Flagellaten ist die Frage der Zugehörigkeit zum Tier- oder zum Pflanzenreiche umstritten. Sie durch Besonderheiten der Membranausbildung zu entscheiden ist bei den um-

---

[1]) Doflein, Protozoenkunde. 1911.

formenden speziellen Lebensbedingungen, unter denen die Formen leben, dem z. B. häufigen Saprophytismus, z. Zt. nicht möglich.

Die direkte Reihe führt von den Flagellaten zu den *Volvocales*. Übergangsformen unter den Flagellaten liefert die Familie der *Polyblepharidae* mit Eiweißmembran, worauf die mit einer Zellulosemembran ausgestatteten Chlamydomonadinen folgen, denen sich die koloniebildenden *Volvocales* anschließen, deren Einzelzelle der der Chlamydomonadinen sehr ähnlich ist. Ihre Zellstöcke sind so hoch entwickelt, daß, wie Doflein[1]) sagt, „mit Recht die Volvociden als Bindeglieder zwischen einzelnen und vielzelligen Organismen betrachtet werden". Die Einzelindividuen umgibt eine Zellulosemembran. Sie werden zum Kolonieverbande auch hier wieder durch eine Gallerthülle verkittet. Diese Art der Zellstockbildung ist infolge ihrer geringen Haltbarkeit und Festigkeit in sich und gegenüber äußeren Einflüssen zu noch höherer Entwicklung nicht geeignet. Von *Spondylomorum*, die ganz lose zusammenhängende Kolonien ohne gemeinsame Hülle bildet, führt die Ausbildung zu *Gonium* und ferner *Pandorina*, deren Zellen mehrere Male hintereinander Gallerte ausscheiden: „So fest diese Zellhüllen der Einzelindividuen übrigens erscheinen, geht aus ihnen doch unzweifelhaft die Schleimhülle hervor, welche nach der Teilung der Zelle die Tochterkolonie umgibt ......" (W. Migula[2]).) Endlich folgt *Volvox* mit seiner hohen Differenzierung innerhalb der Kolonie, dessen Einzelindividuen die Kugelform infolge des abgeplatteten Druckes verlieren und von polygonalen Membranstücken umschlossen werden, ein Zeichen des schon festeren Verbandes. Sie scheiden außerdem Gallerte aus, die ebenfalls zu gemeinsamer Membran verschmilzt. Obgleich nur wenige erfolgreiche Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Gallerthüllen stattgefunden haben, ist in Analogie mit den Befunden bei der Cyanophyceen-Gallerte zu vermuten, daß sie aus Pektinstoffen oder ihnen nahestehenden Stoffen besteht. Die biologische Bedeutung der Gallertkolonien liegt offenbar in 4 Momenten, die für alle Gallertverbände wohl mehr oder weniger in Betracht kommen:

1. dem damit erreichten Freßverbande,
2. einem ausgiebigeren Schutz gegen Feinde,[3])
3. einem größeren Schutz gegen Vertrocknen, der ja auch bei jeder Gallertbildung von Einzelindividuen von Bedeutung ist, ebenso wie
4. der Verminderung der Reibung am Boden, im Wasser usw.

Ehe die Entwicklung des Hauptstammes weiter verfolgt wird, sollen sämtliche direkten Abkömmlinge der Flagellaten behandelt

[1]) Doflein, l. c.

[2]) Migula, W., Beitr. z. Kenntn. d. *Gonium pectorale*. (Bot. Centralbl. Bd. 44. 1890.)

[3]) Im Sinne etwa einer reziproken Anpassung. [Heikertinger, Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel gegen Tierfraß. (Biol. Centralbl. Bd. 34. 1914.)]

werden, davon zuerst zwei Seitenzweige: *Peridineales* und *Bacillariales,* die einer „Extravaganz" des Plasmas in der Membranausbildung zu danken haben, daß sie zu höherer Ausbildung unfähig waren.

Die Peridineales zeigen ihren Anschluß an Flagellatenformen in der Gruppe der *Gymnodinidae,* von denen gewisse Formen nackt, d. h. von verdichteter Ektoplasmahaut, andere von einer Zellulosemembran umgeben sind. Diese führen zu den komplizierten Formen der *Peridineales* mit ihrem starren Zellulosepanzer. Schütt schildert in seinen „Peridineen der Planktonexpedition" die Entstehung eines solchen Panzers, die für das Verständnis seines Mechanismus und seiner Architektur bedeutungsvoll ist. Zuerst treten Leisten auf, die die Körperoberfläche in Felder teilen. Die Verdickungen erscheinen von außen aufgesetzt und sind offenbar Produkte eines extramembranösen Plasmas. Schon in dem noch nicht strukturierten ersten Häutchen bemerkt man die Anlage von Membranporen, durch die der Plasmaleib mit der Außenwelt in Berührung bleiben kann. Diese Poren durchsetzen siebartig — meist gerade, aber auch schräg — die fertigen Panzerplatten. Jede Platte liegt mit ihrem Rande dachziegelartig über den Nachbarplatten und greift in eine Rille am Rande der Nachbarplatten mit einem feinen Wulst ein, so daß ein falzähnlicher Verband hergestellt wird. Anordnung und Gestalt der Panzerplatten ist bei den Arten konstant. Durch eine Querfurche ungefähr in der Mitte mit besonderer Panzerung wird der Panzer in zwei Hälften geteilt, deren jede aus fünf und mehr Platten besteht, die man als Deckeltafeln, Schloßtafeln und Zwischenband unterscheidet. Meist ziert die Tafeln eine feine Skulpturierung, und bei vielen Formen strahlen von ihnen als festen Ansatzpunkten steuer-, horn- und flügelförmige Fortsätze aus von einfachster bis zur bizarrsten Ausbildung, alles Membranorganellen zu besonderer Verwendung. Denn sie „benutzt" der Plasmaleib zu Schwebe- und Steuerapparaten in seinem Planktondasein. Für Planktonwesen eine ideale Ausbildung, aber für das lebende Plasma, das „nach Formen ringt", „um" die höchste Stufe in der komplizierten Zellengemeinschaft der Angiospermen „zu erreichen," ein Seitensprung und nutzloser Kraftaufwand! Es erscheint für den Einblick in den Chemismus der Membranbildung wichtig, daß die Peridineen wie alle Formen mit festerer Membran diese bei Teilungsvorgängen abwerfen — außer Zweischalern —, während z. B. die Pellicula die Teilung mitmacht. Damit wird gewissermaßen dokumentiert, daß die Grundlage der festen Membran ein Endprodukt des vitalen Chemismus darstellt, die verhärtete Eiweißmembran aber an seinen Umsetzungen noch beteiligt ist.

Ebenso ist das Schalengehäuse der Diatomeen ein Versuch des Plasmas, der es nicht „vorwärts gebracht" hat, ja der es hier noch mehr einzwängt als bei den Peridineen und ihm Entwicklungsvorschriften macht, da bei jeder Teilung infolge der Starrheit

und Wachstumsunfähigkeit der von den Teilindividuen beibehaltenen Membranhälften das eine Teilindividuum kleiner ausfallen muß als das andere. Das ergibt sich aus dem eigenartigen Aufbau der Membran aus zwei nach Art der Petri-Schalen übereinandergreifenden Schalen, von denen die Deckelschale, die Epitheca, immer vom Mutterindividuum stammt, die Hypotheca neugebildet wird, und zwar durch Ausscheidungen des Plasmas beider Tochterzellen. Beide Theken bestehen aus 2 Stücken: der Schale oder Valva und dem Gürtelband oder Pleura. Schale und Gürtelband sind durch Falze miteinander verbunden; häufig ist auch ein gürtelbandähnliches Stück als Verbindungsglied eingeschoben, in anderen Fällen sogar mehrere Zwischenbänder. Die feste Substanz dieser Schalen zeugt davon, wie das Plasma in seinen „Versuchen" unerschöpflich ist: ihr Hauptbestandteil ist Kieselsäure oder wenigstens eine Siliciumverbindung. Czapek[1]) sagt von ihr: „Die darin vorkommende Siliciumverbindung muß nicht direkt $SiO_2$ sein, sondern ist möglicherweise eine andere organische oder anorganische Verbindung." Außerdem aber enthalten die Membranen noch eine organische Kittsubstanz, die nach Mangins Untersuchungen, die freilich wegen der nur auf Farbstoffreaktionen aufgebauten Diagnose nicht ganz einwandfrei sind (nach Czapek[1]), aus Pektinstoffen besteht. Molisch[2]) sagt hierüber: „Kieselsäure und Pektine sind hier aufs innigste miteinander verbunden; sie beide bilden die gröberen und feineren Skulpturierungen der Schalen, daher denn auch das organische, von Kieselsäure befreite Membranskelett das Relief der Wand gleichfalls auf das genaueste erkennen läßt." Dieselbe Substanz also, die die *Cyanophyceae*-Kolonien gallertartig umscheidet, soll hier die organische Grundsubstanz der Diatomeenschale bilden. Man wird an die Kieselnädelchen in der Gallerthülle der *Chrysosphaerella*-Kolonien erinnert und schließt, daß, wie dort die Einlagerung ein „Schutz" der Einzelzellen im Kolonieverbande ist, auch hier die siliciumhaltige Membran der Diatomeen einen „Schutzpanzer" in noch idealerer Form bildet. Bei vielen Diatomeen findet entsprechend der Si-Speicherung eine Fe-Speicherung statt, die offenbar auch im Dienste des mechanischen „Schutzes" steht. Vermutlich ist eine primitivere Ausgestaltung der Schalenstruktur auf Verminderung der assimilatorischen Tätigkeit zurückzuführen. Küster[3]) sagt darüber: „Diatomeen können unter ungünstigen Lebensverhältnissen ihre Schalenstruktur schwächer entwickelt zeigen, als unter normalen Bedingungen: nach Héribaud ist die Streifung der Schalen von *Gomphonema, Navicula, Stauroneis* und *Synedra* nur wenig ausgeprägt, wenn die Kulturen bei schwachem Licht gehalten werden ...." Bei manchen Formen — vielleicht bei allen? — ist auch eine vollkommene Gallertscheide

---

[1]) Czapek, l. c.
[2]) Molisch, l. c.
[3]) Küster, Pathologische Pflanzenanat. Jena 1916.

vorhanden — so bei *Encyonema* (Lauterborn[1]) —, auf deren Zusammensetzung aus Pektinstoffen nur nach Analogie zu schließen ist.

Die viel umstrittene Klasse der *Protozoa*, die genetisch ebenfalls mit den Flagellaten verknüpft ist, umfaßt nach Abzug der Flagellaten, — die im weiteren Sinne auch zu den Protozoen gehören, — im Grunde Individuen tierischen Charakters und findet daher hier keinen Platz. Erwähnt sei nur kurz die Membranausbildung der Amöben, da sie Analogien zu der des Myxamöbenstadiums der hochentwickelten Myxomyceten zuläßt, die später behandelt werden. Doflein[2]) sagt: „Die Amöben sind stets nackt, d. h. sie besitzen weder Membranen noch Hüllen oder Gehäuse." Gewöhnlich kann man deutlich ein hyalines Ekto- und ein körnerreiches Entoplasma unterscheiden. Die weitere Differenzierung geht nur im Sinne stärkerer Verdichtung des Plasmas der Außenschicht vor sich. „Manche Amöben besitzen eine so zähe äußerste Schicht des Ektoplasmas, daß sie fast wie eine pellikulare Hautschicht sich darstellt oder tatsächlich als Pellicula zu bezeichnen ist." (Doflein[2]).)

Mit der Entwicklung der *Acontae*, die einen höher differenzierten, offenbar auch direkten Zweig der Flagellaten darstellen, ist die „Gestaltungskraft" des Plasmas auch in eine Sackgasse geraten, wie mit den *Bacillariales* und *Peridineales*.

Die *Mesotaeniaceae* haben eine einfach gebaute, aus einem Stück bestehende Membran, deren äußerste Schichten nach Oltmanns[3]) in teils homogene, teils lamellöse Gallertmassen verquellen.

Die zweischalige Zellulosemembran der Desmidiaceen — die Hälften greifen wie bei den Diatomeen wie Schachtel und Deckel übereinander — weist außer ihrer Skulptur und mannigfachen Verzierung mit Spitzen, Warzen und Leisten eine Zusammensetzung aus zwei Schichten auf. Sie ist fest und besteht nach Untersuchungen von Klebs[4]) aus Zellulose und einem anderen Bestandteile — in der äußeren der beiden Schichten —, der als hemizelluloseartiges Kohlenhydrat bezeichnet wird. Genaueres ist hierüber nicht bekannt. Ferner speichern *Closterium* und *Penium* Eisenoxydhydrat in ihrem Panzer, das augenscheinlich die Funktionen des Siliciums der Diatomeen ausübt, also dem mechanischen „Schutz" dient. Nach Hauptfleisch[5]) und Lütkemüller[6]) ist die Desmidienschale

---

[1]) Lauterborn, R., Zur Frage nach der Ortsbewegung der Diatomeen. (Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1894.)

[2]) Doflein, l. c.

[3]) Oltmanns, Morphol. u. Biol. d. Algen. Jena 1904.

[4]) Klebs, G., Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. (Biol. Centralbl. 1885/86.)

[5]) Hauptfleisch, P., Zellmembran u. Hüllgallerte d. Desmidiaceen. [Diss.] Greifswald 1886.

[6]) Lütkemüller, J., Die Zellmembran der Desmidiaceen. (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1920.)

von zierlichen Poren mit kompliziertem Öffnungsmechanismus durchsetzt, die nach ihrer Anordnung auf die Funktion als Schleimbildungsorgan schließen lassen. Der Schleim, der bei manchen Arten die ganze Membran umgibt, steht offenbar im Dienste der Fortbewegung, bei *Hyalotheca, Bambusina* und anderen ganz offenbar der Zellenverkittung, also einer primitiven Koloniebildung. „Diese Gallerthülle ist in allen Fällen aus Kappen oder Prismen zusammengesetzt. Diese Kappen und Prismen sitzen einzeln den Poren der Zellmembran auf und schließen zumeist mit den benachbarten Kappen und Prismen seitlich dicht zusammen zu einer zusammenhängenden Gallertschicht; seltener erscheinen die einzelnen Kappen und Prismen deutlich isoliert.“ (Hauptfleisch[1]). Die Gallertprismen stehen mit den Poren in genetischem Zusammenhang. Die Substanz der bei den Grünalgen vorkommenden Gallertscheiden wird von Kützing[2]) als „Gelacin“ bezeichnet. „Die Gallerte besteht aus zwei Stoffen, einer indifferenten, sehr schwach lichtbrechenden Grundsubstanz und einem in Form von Stäbchen eingelagerten dichteren Bestandteil, welcher Farbstoffe speichert (Czapek[3]).“

Von allgemeinerer Bedeutung als der spezielle Mechanismus der Desmidiaceen- ist der der Zygnemaceen-Membran. Sie ermöglicht eine Ausbildung von Zellfäden, die dem Habitus der Alge den Charakter von Individuen zweiter Ordnung verleihen. Auch sie besteht nach Klebs[4]) aus Zellulose und einem nicht genau bestimmten Kohlenhydrat mit Hemizellulosen-Charakter. Eine über die Zellulosehäutchen gelagerte Haut gibt Kutikula-Reaktion. Ihre Bedeutung im Chemismus der Zelle ist nicht klar, jedenfalls ist sie wie alle ähnlichen Bildungen bei Algen nicht den später zu besprechenden Kutikula-Bildungen der Phanerogamen gleichzuwerten.

Die Vereinigung der Einzelzellen zu einem Faden geht nach einem Modus vor sich, der einer Weiterentwicklung zu höherer Gestaltung nicht dienlich war. Sie wird durch die alle Zellen gemeinsam überziehende Kutikula-Haut bewirkt, die aber nur bei in allen Zellen gleichbleibendem Turgor intakt bleibt. Der Verband muß ein sehr lockerer sein, denn nach W. Benecke[5]) zerfällt ein Faden ruckartig, wenn die Lebenstätigkeit einer Zelle herabgesetzt ist. Das erweckt den Anschein, als ob vor allem der Turgor der Zellen für den Zusammenhalt verantwortlich ist und das Gleichgewicht im Zellverbande sofort gestört ist, wenn die Spannung einer Zelle nachläßt. „Besonderes Interesse bietet die der Membran der Zygnemaceen aufsitzende Gallertscheide, welche nur bei einigen wenigen

[1]) Hauptfleisch, P., Zellmembran u. Hüllgallerte d. Desmidiaceen. [Diss.] Greifswald 1886.

[2]) aus Czapek, l. c.

[3]) Czapek, l. c.

[4]) Klebs, l. c.

[5]) Benecke, W., Mechanismus u. Biologie des Zerfalles der Conjugatenfäden in die einzelnen Zellen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32.)

Formen fehlen dürfte." (Oltmanns[1]).) Nach Klebs[2]) wird sie aus dem Innern der Zelle durch die Membran hindurch ausgeschieden. Poren sind nicht gefunden. Wohl aber ist festgestellt, daß die Gallerthülle abgeworfen und wieder ersetzt werden kann.

Der Hauptstamm führt von den *Volvocales* über die *Protococcales* zu den *Confervales*. Die *Protococcales* schließen sich in ihrer Membranausbildung eng an die *Volvocales* an, erreichen auch wie diese durch Gallertabscheidung einen Zellverband.

*Conferva* unter den *Confervales*, deren Membran neben Zellulose Pektinstoffe enthält, zeichnet sich durch den besonderen lamellösen Bau ihrer Membran — sie besteht aus zwei in der Mitte diatomeenähnlich übereinandergreifenden zylindrischen Stücken — und den festen Zusammenhalt der Zellen im Zellfadenverbande aus, der bei Zellteilungen durch Einschieben eines im Längsschnitt H-förmigen Membranstückes bewirkt wird.

Über die unregelmäßige Eisenspeicherung bei *Conferva* hat Gaidukov[3]) gearbeitet. Er stellt sie auf dieselbe Stufe wie die der Ockeralge *Anthophysa vegetans*, einem in Cönobien lebenden Flagellaten, und in Gegensatz zu der Fe-Speicherung in der *Closterium*-Zellwand. Während hier die Speicherung regelmäßig ist, und eine zwingende Lebensfunktion zu sein scheint, wie die Si-Speicherung bei den Diatomeen, geht bei *Conferva* und *Anthophysa* und den in der Fe-Speicherung ihnen nahestehenden *Cladophora* und *Oedogonium* die Eisenspeicherung passiv vor sich, indem der Sauerstoff der $CO_2$-Assimilation die im Wasser befindlichen Fe-Verbindungen oxydiert. „Biologisch kann die Speicherung des Fe in erster Linie als Schutz- und mechanische Vorrichtung erklärt werden." (Gaidukov[3]).) Zwingend ist dieser Schluß bei dem Typus *Closterium*. „Bei der *Conferva* hat die Einspeicherung des Eisens nach meinen Beobachtungen noch einen besonderen Zweck: nämlich um das Ruhestadium dieser Alge zu schützen." (Gaidukov[3]).)

Die von den *Protococcales* abzweigenden *Siphonales* erreichen trotz ihrer besonderen Ausbildung als sogenannte „zellenlose Pflanzen" eine äußere Differenzierung, die nur dem Aufbau ihrer derben Zellmembran zu danken ist. Von dieser Differenzierung sagt Strasburger[4]): „In der Abteilung der Schlauchalgen (Siphoneen) vermochten selbst einzellige Pflanzen einen hohen Grad äußerer Ausgestaltung zu erreichen. Das zeigt uns besonders *Caulerpa*, die einzellig geblieben ist, dessenungeachtet eine Sonderung in stamm-, blatt- und wurzelähnliche Gebilde aufweist." Die Substanz der *Caulerpa*-Membran ist nach den Untersuchungen von Correns[5]) nicht reine Zellu-

---

[1]) Oltmanns, l. c.

[2]) aus Oltmanns, l. c.

[3]) Gaidukov, N., Über die Eisenalge *Conferva* u. die Eisenorganismen des Süßwassers im allgemeinen. (Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1905.)

[4]) Strasburger, Lehrb. d. Botan. Jena 1908.

[5]) Correns, Über die Membran v. *Caulerpa*. (Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1894.)

lose. Die unveränderte Membran zeigt keine Zellulose-Reaktion, während diese bei den interessanten und typischen Sphärokristallen, die nach Behandlung der Membran mit conc. $H_2SO_4$ und $H_2O$ entstehen, eintritt. Die Frage, ob eine einheitliche Substanz in der Membran vorliegt oder ob durch die Reagenzien die eine Substanz — Zellulose — nur herausgelöst würde, während die andere die Reaktion bei der unveränderten Membran bestimmte, beantwortet Correns[1]) dahin: „Die Sphärokristalle entstehen also sicher aus der durch die Einwirkung der Schwefelsäure modifizierten Hauptmasse der Membransubstanz ....“ Es liegt nach Correns also eine einheitliche Substanz vor, die offenbar einen starken inneren Zusammenhalt besitzt und die Thalluslappen gegen alle äußeren Einflüsse, denen die besonders in der Brandungszone lebende Alge ausgesetzt ist, außerordentlich widerstandsfähig macht, während die den Hohlraum des Wurzelstockes und der Blätter durchsetzenden Zellulosebalken den Zellschlauch aussteifen. Hierzu trägt augenscheinlich auch die innere Struktur der Membran bei, die Correns[1]) als „Streifung“ bezeichnet. Er sagt hierüber: „Ich zweifle nicht daran, daß wir es mit einer feinen Fältelung von Lamellen zu tun haben, also mit derselben Struktur, die nach meinen früheren Untersuchungen die Membranen von Cladophoraceen und Valoniaceen und die von *Bryopsis pachynema* besitzen.“

Die Substanz der Siphonales-Membran ist ein Beleg dafür, daß bei genauerer Kenntnis des Chemismus der pflanzlichen Membranen vorher unbekannte genetische Zusammenhänge aufgedeckt werden würden. Aus der Bildung von Sphäriten bei allen *Caulerpa*- und 2 *Bryopsis*-Arten folgert Correns[1]): „Dies Übereinstimmen von *Caulerpa* und *Bryopsis* bietet gewiß einiges Interesse, weil es ein Fingerzeig ist, in welcher Richtung man die Verwandten der so isoliert dastehenden Gattung *Caulerpa* zu suchen hat.“ „Ich sehe deshalb darin, daß sich bei *Bryopsis* aus der Membransubstanz ganz dieselben Sphärokristalle darstellen lassen wie bei *Caulerpa*, einen neuen, kräftigen Beweis dafür, daß gerade diese beiden Gattungen miteinander verwandt sind.“

Im einzelnen ist über den chemischen Aufbau der Membranen der niederen Pflanzen wenig gearbeitet worden, bis auf besonders hervorstechende Fälle wie die der Diatomeen und *Bacillariales*, die wegen der Eigenartigkeit ihrer Membranausbildung zur Untersuchung reizten. Die wenigen ausgeführten Untersuchungen entbehren auch nicht der Unsicherheit, weil sie gewöhnlich auf Farbstoffreaktionen beruhen und mit Sicherheit spezifisch wirkende Farbstoffe sehr selten sind und die Beobachtung bei der Kleinheit der Objekte viel zu diffizil ist, als daß sie unbedingt verläßlich

[1]) Correns, Über die Membran v. *Caulerpa*. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1894.)

wäre. So sagt Czapek[1]): „Das Vorkommen von Pektin bei Algen ist fraglich, weil ein ganz sicheres Erkennungsmerkmal für Pektinsubstanzen nicht existiert." Über Pektin sowohl wie Zellulose und Hemizellulosen wird später eingehender im Zusammenhang mit ihrer Bedeutung für den Aufbau der Membranen höherer Pflanzen berichtet werden, besonders über die vermutlichen Beziehungen dieser Stoffe zum Stoffwechsel der Pflanzenzelle.

Verläßlicher ist die Untersuchung der Membranstoffe der *Rhodophyceae* und *Phaeophyceae*, von denen die Rhodophyceen, die nach anderen Befunden offenbar in genetischem Zusammenhange mit den Cyanophyceen und Flagellaten stehen, zuerst behandelt werden sollen. Untersucht sind aber auch hier nur besondere Typen. Warington und Sestini[2]) haben Angaben gemacht über die Quantität der Membranstoffe in verschiedenen Algen ohne Berücksichtigung ihrer systematischen Zugehörigkeit. Warington gibt dabei für den Gehalt an Zellulose bei *Porphyra* und *Cystosira* folgende Zahlen:

| Lufttrockene | Wasser | Zellulose |
|---|---|---|
| *Porphyra vulgaris* . . | 12,6—19,4 % | 5,5—9,98 % |
| *Cystosira* . . . . . . | 16,4 „ | 17,06 „ |

Das Gewebe von *Sphaerococcus crispus* besteht nach van Wisselingh „aus dicken Zellulosewänden mit Interzellularsubstanz" (Czapek[1])). Aus verschiedenen Rotalgen werden genießbare Gallerte gewonnen: Carragheen oder Isländisches Moos aus *Gigartina mammillosa* und *Chondrus crispus*, Ceyloner Agar-Agar aus *Gracilaria lichenoides*, das japanische Nahrungsmittel „Nori" aus *Porphyra laciniata* und andere. Durch Spaltung dieser Gallerte erhält man Hexosen, von denen auf die Zusammensetzung der Membranen geschlossen werden kann. So liefert Carragheen durch Kochen mit Wasser einen Schleim, der Galaktose enthält, woraus auf einen Galaktan-Gehalt der Membran zu folgern ist. An dem Auftreten von Fruktose und Glukose kann man auch noch auf andere Kohlenhydrate schließen. Ferner scheint nach Czapek[1]) Pentosan in geringer Menge vorhanden zu sein, vielleicht als Xylan. In dem Agar von *Gracilaria lichenoides* ist ebenfalls Galaktan festgestellt, dagegen in *Porphyra laciniata* Mannan.

In dem Aufbau der Rhodophyceen tritt eine Differenzierung in peripheres und axiales Gewebe auf, die durch verschiedene Ausgestaltung der Zellmembran in beiden bedingt ist. Während die peripheren auf die Anforderungen der Biegungs- und Zugfestigkeit „eingestellt" sein müssen, daher dick sind und ein isodiametrisches Gehäuse für den Plasmakörper bilden, sind die

[1]) Czapek, l. c.
[2]) aus Czapek, l. c.

axialen, die primitive Leitungsbahnen darstellen, dünner und damit durchlässiger und bilden bei gleichzeitiger Streckung ein longitudinales Gehäuse. Damit ist die Anzahl der Zwischenwände gegenüber einem gleichlangen Zellverbande isodiametrischer Zellen herabgesetzt und die Leitfähigkeit vergrößert.

Die Phäophyceen, deren Zusammenhang mit Flagellatenformen, die auch den Peridineen und Bacillariales als Ursprung dienten, augenscheinlich ist, gehen in der Ausbildung verschiedenartiger Membranen zu besonderer Verwendung noch weiter.

Über den Chemismus ihrer Membranen geben die Tabellen von Warington und Sestini[1]) Beispiele:

| Lufttrockene | Wasser | Zellulose |
|---|---|---|
| *Laminaria saccharina* . . . | 26,8 % | 9,33 % |
| *Fucus vesiculosus* . . . . . | 27,11 „ | 4,40 „ |

Auch hier erstrecken sich die Untersuchungen auf wenige Formen, vor allem *Fucus* und *Laminaria*. Auch van Wisselingh[1]) hat in *Fucus*-Membranen Zellulose nachgewiesen, daneben aber in der Mittellamelle ein von ihm als *Fucin* benanntes Kohlenhydrat. Offenbar kommt Zellulose in chemischer Bindung oder in einfacher Mischung neben einer anderen Substanz vor, zu deren Identifizierung besonders die Untersuchungen von Tollens und Günther[1]) bedeutungsvoll waren, denn sie erbrachten den Nachweis, „daß aus den Zellmembranen von *Fucus* wirklich bei der Hydrolyse eine Methylpentose erhalten werden kann, welche der Rhamnose isomer ist, Fehlings Lösung reduziert und stark linksdrehend ist." (Czapek[2]).) Diese Methylpentose wurde Fucose genannt. Sie wurde auch aus Laminarien und *Ascophyllum nodosum* gewonnen. Ob eine Beziehung der Fucose zu dem van Wisselingschen Fucin besteht, ist ungewiß. Das von Standford[1]) aus *Laminaria* gewonnene „Algin" oder „Algensäure", das „Laminarin" und die „Laminarsäure" Schmiedebergs[1]), die alle weder in ihrer chemischen Zusammensetzung, noch ihrer Zugehörigkeit genügend sicher erwiesen sind, sollen, so vermutet Czapek[2]), den Pektinstoffen der Phanerogamen nahestehen. Wenn, wie bei der Diatomeenschale, an eine Funktion der Pektinstoffe als Kittsubstanzen gedacht wird, so dürfte das van Wisselinghsche Fucin der Mittellamelle hiermit zu identifizieren sein. Die erwähnte Gewebedifferenzierung wird bei den Phäophyceen durch eine besondere Konsistenz und wahrscheinlich auch besondere chemische Zusammensetzung der Membran in den Leitungsbahnen erreicht: Die Zelle „erfindet" in

[1]) aus Czapek, l. c.
[2]) Czapek, l. c.

den Bahnen des Hauptsaftstromes Verschleimung der Membran und erleichtert dadurch den Säfteaustausch. Erst dadurch ist der Pflanze die Entwicklung zu den gewaltigen Dimensionen ermöglicht, die die Braunalgen erreichen, ohne Gefahr zu laufen, daß der Ausgleich der Stoffe zwischen den verschiedenen, voneinander entfernten Teilen darunter leidet.

Die hochentwickelten Characeen, deren Ableitung von *Confervales* trotz der Schwierigkeiten, die ihre Sexualorgane bieten, sicher ist, stellen auch einen versteinten Nebenzweig des Hauptstammes dar. Die Zellulose membran ihrer peripheren Zellen ist bei den meisten Arten von kohlensaurem Kalk inkrustiert, so daß die Pflanzen sich spröde und brüchig anfühlen. Bei der großen Menge und der Gesetzmäßigkeit im Auftreten der Inkrustensubstanz ist die Annahme, daß es sich um ein unwichtiges Abbau- oder Sekretionsprodukt handeln könnte, unbedingt von der Hand zu weisen. Daß sie den Kalk aus dem doppeltkohlensauren Kalk, der im Wasser gelöst ist, durch $CO_2$-Entzug gewinnen, ist wahrscheinlich. Damit ist aber dieser Vorgang, der in einem eigenartigen Stoffwechsel, also besonderem lebendigen Chemismus der Characeen begründet ist, nicht genügend geklärt.

Andere Wege als die bisher besprochenen ist die Zelle bei der Ausbildung der Pilz membranen gegangen. Dabei werden die Unterschiede zwischen den *Archimycetes, Phycomycetes* und *Eumycetes*, die aus anderen Gründen postuliert werden müssen, scheinbar etwas verwischt, da in zwei der 3 Klassen die beiden wichtigsten Pilzmembranstoffe: Chitin und Zellulose zugleich vorkommen. Bei den höheren Pilzen scheint Chitin vorherrschend zu sein. Die Untersuchungen von Gilson und Winterstein[1]) gegen Ende 1894 ergaben, daß das aus den Pilzmembranen erhaltene Präparat „mit einem lang bekannten Spaltungsprodukte des tierischen Chitin, mit dem Chitosan identisch sein müsse ...“ (Czapek[2]).) „Auch die bei Behandlung des tierischen Chitins neben Chitosan entstehende Essigsäure wurde unter den Spaltungsprodukten der „Pilzzellulose“ nachgewiesen.“ (Czapek.) van Wisselingh[3]) sagt über das Vorkommen von Chitin und Zellulose: „Bei den meisten von mir untersuchten *Fungi* habe ich in der Wand Chitin gefunden, bei einer geringen Anzahl Zellulose, auch kommt es vor, daß beide fehlen, aber in keinem einzigen Fall habe ich feststellen können, daß beide nebeneinander vorkommen; wohl werden sie von anderen Stoffen begleitet, deren chemische Natur im allgemeinen noch wenig bekannt ist.“ Unter diesen Stoffen nennt van Wisselingh besonders Lichenin, Usnein und Geasterin, die allgemein als Hemizellulosen bezeichnet werden. Czapek[2]) nennt noch Amylomycin, das in den Schlauchspitzen vieler Disco- und einiger Pyreno-

---

[1]) aus Czapek, l. c.

[2]) Czapek, l. c.

[3]) van Wisselingh, C., Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898.)

myceten — *Sordaria, Sphaeria* —, ferner den Hyphen von *Dematium pullulans* und den Sporenhäuten von *Schizosaccharomyces octoporus* nachgewiesen ist. Das Vorkommen von Lichenin ist auf Flechtenmembranen beschränkt. „Es gibt Flechtenmembranen, welche mit Wasser gekocht, zu einer Gallerte aufquellen, wie es bekanntlich bei *Cetraria islandica* der Fall ist. Berzelius[2]), welcher diese Substanz 1808 untersuchte, verglich sie mit Stärkekleister und nannte sie Flechtenstärke oder Moosstärke, Lichenin." (Czapek[1]).) Endgültig geklärt ist ihre Zusammensetzung noch nicht. Sie soll aus 2 Isomeren: Lichenin und Isolichenin bestehen. Usnein ist eine spezifische Substanz in den Membranen von *Usnea barbata* neben Chitin und Geasterin in den Hyphen des Peridiums und Kapillitiums von *Geaster fornicatus*.

In den Fortpflanzungsorganen ist nach van Wisselingh Chitin nicht so häufig wie in den vegetativen Organen. Das läßt den Schluß zu, daß im allgemeinen die Fortpflanzungsorgane die Nahrungsstoffe in einer spezifischen Zusammensetzung erhalten, die von den Lebensbedingungen indirekt abhängig ist.

Iwanhoff stellte fest, „daß die von ihm untersuchten Schimmelpilze und Hutpilze stickstofffreie Substanzen als Zellmembranstoffe neben Chitin enthalten". (Czapek[2]).) Einen derartigen Stoff hatte früher Winterstein in den Steinpilzen gefunden, das sogenannte Paradextran, das bei der Hydrolyse Traubenzucker liefert und in Kupferoxydammoniak unlöslich ist. In dem Mannan des Mutterkornsklerotiums ist vielleicht ein Reservestoff gefunden. Auch Xylan scheint nach den Befunden an *Cantharellus cibarius* und anderen Hutpilzen vorzukommen. Sogar „Holzstoffreaktionen" traten bei einigen Pilzen und Flechten auf, die später bestritten wurden, „so daß man vielleicht anzunehmen hat, daß es sich um keine konstante Erscheinung handle." (Czapek[1]).)

Das Plasma reagiert auf „gleiche Reize" nicht an allen Stellen einer Pflanze gleich und so ist es zu erklären, daß Lebensbedingungen, die uns gleich erscheinen, verschiedenartige Aufbauprodukte hervorrufen. Auch bei den Pilzen wird Überfülle an Stickstoff in der Ernährung[3]) das ursprüngliche Agens zur Bildung des Chitins gewesen sein. Ob die Widerstandsfähigkeit gegen organische Säuren, denen die Pilze häufig in den pflanzlichen und tierischen Abbauprodukten ausgesetzt sind, eine Rolle dabei gespielt hat, müßte untersucht werden, erscheint jedenfalls nicht ausgeschlossen.

Sogar Untersuchungen von Myxomyceten ergaben keine Einheitlichkeit in der Membransubstanz. Bei einer Form: *Didymium squamulosum* wurde Zellulose festgestellt. Außerdem fand

[1]) Czapek, l. c.
[2]) aus Czapek, l. c.
[3]) Zalewski, W. u. Pjukow, D., Über Elektion der Stickstoffverbindungen durch *Aspergillus*. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 32. 1914 u. a.

man sie nach Czapek in den innersten Schichten junger Sporangiumwände von *Trichia*-Arten, *Arcyria* und *Lycogala*. Während in *Fuligo septica* weder Zellulose noch Chitin nachweisbar ist, behauptet van Wisselingh[1]) mit Bestimmtheit die Anwesenheit von Chitin in einem Myxomyceten *Plasmadiophora Brassicae*. Selbstverständlich kommen die Myxamoeben-Zustände hierfür nicht in Frage. Auf sie wurde bei der Besprechung der Plasmamembran der Amöben verwiesen. Erst die Vereinigung zu Plasmodien und die Bildung von Fruchtkörpern veranlaßt das Plasma zur Bildung besonderer Ausscheidungen, die als „Schutzstoffe" fungieren. Vor Bildung der eigentlichen Membran, die gewöhnlich aus Zellulose besteht, werden in die äußere Plasmahaut der Peridie Kalkkriställchen eingelagert, die schon längere Zeit vorher als Restprodukte des Stoffwechsels im Vegetationskörper gesammelt werden.

Die Membransubstanz der *Chytridiaceae* ist nicht genügend geklärt: *Synchytrium Taraxaci* hat nach van Wisselingh[1]) Chitinmembran.

Auch bei den *Phycomycetes* ergaben wie anderwärts die Mängel der Untersuchungsmethoden widersprechende Resultate. Es wurde aber bald klar, daß auch hier innerhalb der Klasse keine Einheitlichkeit herrscht. Zellulose fand van Wisselingh[1]) bei den Peronosporen: *Plasmopara densa, Peronospora Lamii, Peronospora Alsinearum, Phythophthora infestans*, bei *Cystopus Portulacae* Zellulose, von einer widerstandsfähigen Kutikula überdeckt, ferner bei der Saprolognie: *Saprolegnia dioica*. Dagegen weisen die Mucorineen: *Mucor Mucedo, Rhizopus nigricans, Chlamydomucor racemosus* und *Pilobolus cristallinus* Chitinmembran auf und ebenso die Entomophthoree: *Empusa Muscae*.

Diese scharfe Trennung in Peronosporeen und Saprolegneen einerseits und Mucorineen und Entomophthoreen andererseits hat, was auch Wisselingh betont, großen systematischen Wert, denn sie deckt sich mit der durch andere Gesichtspunkte bedingten in *Oomycetes* und *Zygomycetes*. Die Unterschiedslosigkeit in der Verwendung von Chitin bzw. Zellulose ist also nur scheinbar. Bei weiterer Vertiefung der Untersuchungen würde es sicherlich auch gelingen, Einblick in die Bedingungen der Entstehung der einen oder der anderen Membransubstanz zu erlangen.

Daß die *Eumycetes* Chitinmembran haben, wies schon E. Gilson in seinem „Recherches chimiq. sur la membr. cellul. des champignons" nach. Wenn die in der Entwicklungsreihe ihnen direkt vorausgehenden Rhodophyceen nicht abgewichen wären, könnte von den Bakterien über die Cyanophyceen eine Reihe mit dem gemeinsamen Charakter der Chitinmembran aufgestellt werden.

Bei den Discomyceten *Rhytisma salicinum* und *Botrytis cinerea* glaubt van Wisselingh kleine Mengen Zellulose

[1]) van Wisselingh, l. c.

nachgewiesen zu haben. Im Gegensatz zu den Pyrenomyceten, deren Fruktifikationsorgane häufig chitinlos sind, enthalten die der *Discomycetes* auch Chitin, wie die Hyphen. Ebenso erwies van Wisselingh Chitin in Ustilagineen und Uredineen, sogar in den stark quellbaren Membranen der Tremellineen und Dacryomyceten, desgleichen in Hymenomyceten und Gasteromyceten.

Mit den Pilzen dringt die Pflanze zum ersten Male in ein neues Medium: Die Luft — freilich nicht im Sinne der absoluten Landpflanzen — und ist daher neuen Einflüssen unterworfen, deren wichtigster die durch die mehr oder weniger große Trockenheit der Luft bedingte Wasserabgabe ist. Es ist klar, daß durch die Wasserabgabe besonders das Konzentrationsverhältnis in den peripheren Zellen verschoben wird, und daß dadurch neuen intrazellulären Reaktionen Vorschub geleistet wird, mit denen das Plasma die von außen kommenden Reize zu beantworten vermag. Zu beobachten ist dann nur das Endergebnis: Das Auftreten von Variationen im Aufbau und der chemischen Zusammensetzung der Hüllsubstanzen des Plasmas, die innerhalb der Entwicklungsreihe neu sind. Die Pilze setzen vor allem und fast nur ihre Fortpflanzungsorgane dem neuen Medium aus und gehen hiermit nur einen kleinen Schritt weiter als jene Algenfortpflanzungszellen, die die Fähigkeit zur Ausbildung besonders starker „Schutz"hüllen gegen Trockenheit besitzen, Hüllen, wie sie auch jede Pilzspore zum „Schutze" gegen Trockenheit bildet. Damit ist von vornherein bei den Pilzen nur eine kurze Dauer der Periode in der Luft vorgesehen, und es ist daher nicht erstaunlich, daß es zu keinen tiefgreifenden, augenfälligen Veränderungen der Membran gegenüber den im feuchten Substrat befindlichen Teilen führt. Dazu kommt, daß die Kleinheit der in die Luft ragenden Organe zur Folge hat, daß sie gewöhnlich in einer stark wasserdampfgesättigten Luft verbleiben, und außerdem die geringe Konzentrationsänderung als wertvolles Agens zur Fruchtbildung ausgenutzt wird, mithin der Pflanze als ganzem ein stärkerer Trockenheits„schutz" gar nicht „erwünscht" erscheint. Anders ist es mit der Reaktion auf die veränderten Festigkeitsverhältnisse im Luftleben. Bei größeren Dimensionen bedarf die Pflanze mechanischer und chemisch bedingter Versteifungen. Der Pilz reagiert einerseits durch Bildung von Zellverbänden in den Fruchtkörpern, die als ganzes den äußeren mechanischen Einflüssen einen größeren Widerstand entgegenzusetzen vermögen, und durch Abänderung des Chemismus der Zellmembranen, der z. B. in dem problematischen Auftreten von Holzsubstanzen zum Ausdruck kommt.

In weitergehender Weise müssen die Archegoniaten, die als Nachfolger der *Confervales* in der Entwicklungsreihe folgen, den Luftverhältnissen „angepaßt"[1]) sein. Ein indirekter

[1]) Teleologischer Ausdruck für eine chemische Reaktion.

Beweis dafür, daß die jetzt lebenden Archegoniaten aber trotzdem nur halbe Landpflanzen sind, daher auch der Lufttrockenheit nicht so vollkommen angepaßt sind, wie die Phanerogameen, ist ihre Kleinheit, mit der sie ebenso wie die Pilze in der stärker mit Wasserdampf gesättigten Luftschicht bleiben, und die Tatsache, daß sie in der wasserdampfreicheren Luft der Tropen zu ähnlicher Ausgestaltung fähig sind, wie in früheren Erdepochen. Die „Anpassungen" an trocknere Luft müssen sich in zwei Richtungen erstrecken: Herabsetzung der Wasserabgabe und schneller Ersatz des abgegebenen Wassers. Die Zelle der Archegoniaten hat noch nicht die höchsten Gestaltungsmöglichkeiten zur vollen Durchführung beider Prinzipien ausgenützt. Die Farne gehen aber weiter als die Moose. Ihre Membraneinrichtungen zur Erhöhung der Festigkeit sind auch vollkommener.

Die Zellmembran der Moose besteht aus Zellulose, die jedoch bei den Laub- und Lebermoosen erst nach Kochen mit verdünnten Alkalien nachweisbar ist. Die Schwierigkeit, die Zellulosereaktion an intakten Membranen auszuführen, ist dadurch erklärt, daß gewisse andere Stoffe in esterartiger Bindung mit Zellulose vorliegen, z. B. Sphagnol, das nach Czapek in den Membranen von *Sphagnum*, *Fontinalis*, *Trichocolea* und Hypnaceen enthalten ist. Es ist bemerkenswert, daß diese Arten besonders im Wasser bzw. an feuchten Standorten wachsen. „Sphagnol ist ziemlich stark toxisch und spielt vielleicht als Schutzstoff eine biologische Rolle." (Czapek[1].) Ein ähnlicher Stoff ist die Dicranumgerbsäure, die bei geringerer Giftigkeit als das Sphagnol besonders bei xerophytischen Moosen: *Grimmia*, *Barbula*, *Tortula*, *Orthotrichum*, *Dicranum*, *Leucobryum* vorkommt.

In diesem Chemismus — dessen physiologisch-chemische Bedeutung unaufgeklärt ist — ist offenbar eine besondere „Anpassung" der Zelle an das Luftleben nicht zu erblicken. Wohl aber sind in gewissen Struktureigentümlichkeiten und in Differenzierung in der Ausgestaltung der Membranen verschiedener Pflanzenteile die Einflüsse des Mediums zu bemerken. So sind die Zellwände der peripheren Zellen des Stengels der *Musci* dicker als die axialen, dienen also als „Schutzmittel" gegen Austrocknung, aber auch als besondere Versteifung, die im Zellverbande der Pflanze die Festigkeit eines Hohlzylinders in bezug auf Druck und Biegung besitzt.

Bei einigen Moosarten, z. B. *Mnium*, geht die Membrandifferenzierung so weit, daß auch die Membranen der axialen Zellen einer besonderen Funktion „angepaßt" werden: sie werden äußerst dünn und umschließen langgestreckt als englumiger Zylinder die als Leitorgan ausgebildete Zelle. Die an feuchten Standorten lebenden Sphagnaceen brauchen diese Vorrichtung nicht. Dafür bilden gewisse peripherische Zellen, die das Plasma verlieren — offenbar hängt dieser Plasmaverlust mit der Neubildung genetisch zusammen — starke, das Lumen der Zelle fast

[1]) Czapek, l. c.

ganz ausfüllende spiralige Membranverdickungsleisten aus, die die Zellen, die durch Poren mit der Luft und untereinander in Verbindung stehen, befähigen, aufgesogenes Wasser kapillar festzuhalten und auf diese Weise gewissermaßen als peripheres Leitungsorgan zu fungieren. Besondere Membranverdickungen und -auswüchse an Zellen des Sporophyten sind im Dienste der Sporenverbreitung entstanden.

Bei den Pteridophyten ist die Ausbildung von Membranen zu besonderen Funktionen noch weiter entwickelt. Neben Verdickungen der Membranen, die denselben „Zweck" wie die der *Musci* verfolgen, tritt ein Stoff bei den Farnen zum ersten Male klar erwiesen auf, der vereinzelt und bestritten schon bei den Pilzen nachgewiesen wurde: ein Holzstoff. Die gefärbten Sklerenchymwände der Farne zeigen deutliche Ligninreaktionen, bei manchen Arten auch die Parenchymzellwände und die Sporangienwände. Ebenso wie bei Moosen sind in den Pteridophyten-Membranen Pektinstoffe nachgewiesen. „Metakutinisierte korkähnliche Produkte eines nach Verwundung entstehenden Meristems sind bei Farnen beobachtet worden; echter Wundkork fehlt diesen." (Küster[1].)

Eine besondere Art der Versteifung der äußeren Membranen der peripheren Zellen verleiht den Stengelelementen der Equisetinen Festigkeit: die Imprägnierung mit Kieselsäure, die besonders bei *Equisetum hiemale* und *E. arvense* stark ausgebildet ist.

Über Tüpfelbildungen der Membranen, die in einfacher Ausführung schon bei Pilzen auftreten und komplizierter bei Pteridophyten verwirklicht werden, wird bei Besprechung der Phanerogamen-Membran mehr gesagt werden.

Die höchste und mannigfaltigste Ausbildung erlangt die Membran bei den Phanerogamen sowohl in struktureller wie chemischer Hinsicht. Die relative Größe der Objekte bringt es mit sich, daß die Untersuchungen dort Befunde zutage gefördert haben, die mit aller Wahrscheinlichkeit für viele der bisher besprochenen Klassen — wenigstens im Hauptstamm — ebenfalls angenommen werden können, soweit dort Zellverbände mit Differenzierung ihrer Membranelemente zustande gekommen sind. Sowohl für die Struktur wie den Chemismus von Bedeutung sind die Ergebnisse der Membranbildungslehre. Sowohl bei vielen Algen, als auch bei den höheren Pflanzen beginnt die Ontogenie mit einem nackten Zellstadium, dort mit einer Schwärmspore, hier mit der Eizelle. Das hängt mit der bei Besprechung der Zellhaut der Pilze gestreiften Ansicht zusammen, daß den Fortpflanzungsorganen die Nahrungsstoffe in bestimmt ausgewählter Form und Menge gereicht werden und eine Überproduktion, die zur Membranbildung führt, in dem in sich geschlossenen, diffizilen, lebendigen Chemismus einer Fortpflanzungszelle erst nach selbsttätiger Ernährung beim Be-

---

[1]) Küster, l. c.

wegungsstadium, nach Vereinigung mit einem anderen Protoplasten, der seine Individualität damit aufgibt, oder nach Aufnahme des Spermatozoids eintritt. Ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen, die Dauerzustände darstellen und als solche auf möglichste Herabsetzung des Stoffaustausches in einer Ruheperiode eingerichtet sein müssen, sind in ihrem lebendigen Chemismus gewissermaßen vegetative Zellen, die sich im Nahrungsstoffgleichgewicht befinden. Darum haben sowohl Cysten der Algen, wie Sporen der Bryophyten und Pteridophyten, wie Pollenkörner eine Membran erhalten. Die Umhäutung der anfänglich nackten Fortpflanzungszelle ist zuerst dünn und wird beim Längenwachstum der Zelle entweder in der Fläche durch Substanzeinlagerung, sogenannter Intussuszeption, vergrößert, oder sie wird gedehnt und dabei dünner. In beiden Fällen erfolgt die Dickenzunahme durch Anlagerung neuer Membranlamellen, durch sogenannte Apposition. Hierdurch ist die Struktureigentümlichkeit der Schichtung von Membranen zu erklären, die infolge der größeren oder geringeren Dichte der einzelnen Schichten oder einer, wenn auch wenig differenten chemischen Zusammensetzung in verschieden starker Lichtbrechung zum Ausdruck kommt, und die, wo dies nicht von vornherein der Fall ist, durch Quellen in starken Säuren oder Alkalien sichtbar gemacht werden kann. Auf diese Weise sind bei stark verdickten Membranen gewöhnlich 3 verschiedene Hauptschichten, die sogenannte primäre, sekundäre und tertiäre Verdickungsschicht festgestellt worden, von denen die sekundäre die stärkste Ausbildung aufweist und die mittelste, das sogenannte Grenzhäutchen, am stärksten lichtbrechend ist. Eine manchmal auftretende Schrägstreifung in der Flächenansicht der Verdickungsschichten, ja gekreuzte Streifung, wobei die Streifen übereinanderliegender Schichten in verschiedener Richtung verlaufen, ergibt sich aus der Aneinanderlagerung verschieden dichter Lamellen, von denen die dichtere in das Zellinnere vorspringt.

Die Wandverdickung kann entweder zentrifugal oder zentripetal sein. Am häufigsten und für das Leben der Pflanze am wichtigsten sind die zentripetalen Verdickungen.

Die zentripetale Verdickung der Membran ist infolge des Säfteaustausches der Zellen untereinander oder „zur Erhaltung" der ungeschwächten Reizperzeption — so in den Außenwänden mancher Ranken, wie bei *Cucurbita Pepo* — häufig an gewissen kreisrunden, elliptischen oder spaltenförmigen Stellen eingeschränkt oder verhindert, wobei die unverdickte Zellhaut, die sogenannte Schließhaut, die benachbarten Zellen trennt. Die durch Verdickung der Membran über die Schließhaut gebildeten Kanäle nennt man Tüpfel. Durch Vereinigung mehrerer zu einem Kanal kommen die verzweigten Tüpfel zustande, deren Vorkommen auf besonders harte und dicke Zellwände, z. B. die der

Steinzellen, beschränkt ist. Die der Reizperzeption dienenden Tüpfel stellen einen Typ mit Erweiterung an der Basis dar. Dieser Typ ist auch in den sogenannten behöften Tüpfeln realisiert, bei denen entweder nur der eine der zusammenstoßenden Kanäle die Basiserweiterung zeigt — einseitig behöfter — oder beide — zweiseitig behöfter oder kurz Hoftüpfel. Die behöften Tüpfel treten nur in wasserleitenden Elementen auf und sind entstanden zu denken einerseits infolge des in der jugendlichen Zelle der Pflanze regeren Wasseraustauschs und -durchtritts durch die Membran und andererseits infolge einer allmählichen Beschränkung der Leitfunktion auf eine bestimmte Richtung und damit Regulierung jeder Möglichkeit eines allzu starken Austausches von Zelle zu Zelle vom Orte des Verbrauches entfernt. Dafür spricht das in der Schließhautverdickung der Hoftüpfel, dem sogenannten Torus, vorliegende Ventil, das infolge der Fähigkeit der Schließhaut sich vorzuwölben, von der Zelle stärkeren Wasserstromes und damit größeren Druckes gegen die verengte Öffnung des Nachbartüpfels gepreßt werden kann.

Neben den wasserleitenden Elementen treten besondere Leitungsbahnen für die Eiweißstoffe auf: die Siebröhren.[1]) So wie fast durchweg die Membranen der lebenden Zellen von feinen Poren durchsetzt sind, die der Verbindung der Nachbarprotoplasten mittels der Plasmodesmen dienen, sind besonders die Schließhäute der Tüpfel und in größerem Maßstabe noch die Schließhäute der Siebtüpfel, die wegen ihrer siebartigen Durchlöcherung und Plattenform den Namen Siebplatte führen, von Poren durchsetzt. Diese Poren ermöglichen einen ungehinderten Austausch geformter Substanz und verbinden die Siebröhrenzellen sowohl untereinander als auch mit besonders ausgebildeten Nachbarzellen, denen sie Nahrungsstoffe zur Weiterleitung an die Orte des Verbrauchs abliefern. Bei zunehmendem Alter erschwert sich die Zelle selbst ihre Funktion durch Umwallung der Poren mit fester Substanz, die immer stärker wird und zuletzt in Gestalt der sogenannten Callusplatte die Siebplatte vollständig überlagert, wodurch die Funktion des alten Siebelementes derartig herabgesetzt wird, daß es von den jungen Elementen überflügelt und durch Nichtgebrauch vollständig funktionslos gemacht wird.

Die höchste Ausgestaltung erhalten die Zellmembranen der Phanerogamen in den Zellen bzw. ehemaligen Zellen, die Gefäßtracheiden heißen, denen ring-, spiral- oder netzförmige Verdickungsleisten aufgesetzt sind. Da diese Verdickungsleisten nur mit schmaler Kante der ursprünglichen Membranlamelle aufsitzen, und dadurch ein tüpfelähnliches Querschnittsbild entsteht, ist ein Vergleich der unverdickten Membranteile mit den Schließhäuten miteinander verschmolzener Hoftüpfel angängig. Dieser Ver-

---

[1]) Schmidt, E. W., Bau und Funktion der Siebröhren der Angiospermen. Jena (Fischer) 1917.

gleich hat auch insofern Berechtigung, als die Funktion der Zellen, die diese Verdickungsleisten führen, die Wasserleitung ist. Die Wandverdickungen bilden mechanische Versteifungen für die Zellen, die infolge der Auflösung der Zwischenwände zur Gefäßbildung an innerem Halt eingebüßt haben, und sichern dadurch ein stets gleichbleibendes Lumen und damit eine unveränderte Kapillarität.

Die Membranen der Peripherie eines Pflanzenkörpers stehen unter ganz anderen Einflüssen als die Membranen der wasserleitenden Zellen, vor allem denen, die der durch die Verdunstung bedingte Saft- und Kräfteaustausch bewirkt.

Bei den Oberhautzellen tritt Verdickung der peripheren Wand ein, wobei gewöhnlich verschiedene, auch chemisch unterschiedliche Schichten übereinander gelagert sind. Bei anderen Zellen, denen des jugendlichen Festigungs-, des sogenannten Kollenchymgewebes, beschränkt sich die Verdickung vor allem auf die Kanten, kann sich aber auch über die ganze Zellwand erstrecken.

Von zentripetalen Verdickungen sind nur noch 2 Spezialfälle besonders hervorzuheben: Die linsenförmigen Verdickungen, die in der peripheren Membran der Oberhautzellen von Laubblättern, z. B. von *Campanula persicifolia* auftreten, und die sogenannten Cystolithen, eine eng umschriebene Verdickung, die zunächst stielförmig in das Zellumen vorwächst und durch Überlagerung mit neuen Lamellen Traubenform annimmt.

Zentrifugale Verdickungen der Membranen treten z. B. in Form von Höckern an Haarzellen auf, besonders aber als Stacheln und Warzen und anderes an der ganzen Oberfläche von Pollenkörnern und Sporen als „Festheftungsmechanismus", der für die Verbreitung beider Fortpflanzungskörper und die Anheftung der Pollenkörner an der Narbe bei der Befruchtung von großer Bedeutung ist.

So verschiedenartig wie der Aufbau ist die chemische Zusammensetzung der Membran bei den Phanerogamenzellen entsprechend deren durch innere Einflüsse, durch äußere Agentien und durch Funktion bedingtem inneren Chemismus. Die feine und fast streng durchgeführte Beschränkung einzelner Substanzen auf bestimmte Pflanzen- und Gewebeteile erscheint wie ein großer Sprung von der scheinbaren Regellosigkeit, die noch bei den Vorläufern der Gymnospermen und Angiospermen zu herrschen scheint. Wie eine eingehendere Beschäftigung mit den Fragen der Membranausbildung unter dem Gesichtspunkt der Entwicklungsgeschichte erwiesen hat und später noch mehr erweisen wird, wenn die Untersuchungsmethoden verfeinert sein werden, ist die Regellosigkeit nur scheinbar, ja es hat sich aus gewissen Gesetzmäßigkeiten in der mechanischen oder chemischen Membranausbildung eine Möglichkeit zur Revision unseres Stammbaumes ergeben. Denselben Zweck kann ein Vergleich der phylogenetischen Membranbefunde mit der Ontogenie der Membran bei der höheren Pflanze erreichen.

Strasburger[1]) hat die Vorgänge der Membranentstehung ergründet und ist zu etwa folgendem Ergebnis gekommen: nach der Kernteilung tritt an den Verbindungsfäden, also im Filarplasma eine äquatoriale Anschwellung auf, die sogenannte Zellplatte, deren Elemente im weiteren Verlauf zu einer kontinuierlichen Lamelle, einer beiden Zellen gemeinsamen plasmatischen Hautschicht, verschmelzen. Diese Hautschicht spaltet sich in 2 Häutchen, und zwischen beiden tritt eine Scheidewand aus Zellhautstoff auf. Diese, die sogenannte Mittellamelle, „zeigt bei gekreuzten Nikols drei scharf getrennte Lamellen, die mittlere erscheint dunkel, die beiden äußeren, den Zellwänden anliegenden sind hell." (Aus Tunmann[2]) nach Dippel.) Der Entstehungsmodus ist nach Strasburger derselbe bei normaler Scheidewandbildung wie bei simultaner, als auch bei sogenannter freier Zellbildung und ist derselbe bei vielen Algen wie bei höheren Pflanzen. Er ist ferner unabhängig von der Hautschicht der Protoplasten, und eine Entstehung der Membran durch Umwandlung von Plasma erweist sich nach dem Befunde als ausgeschlossen, zum mindesten sehr zweifelhaft. Die Zellhautsubstanz, ob schon in Form von Zellulose oder anderer, ist indifferent, wandert aus dem Plasmainneren an die Oberfläche und lagert sich dort ab. Soweit Strasburger.

Die durch die Teilung einer Zelle und damit die Störung ihres vor der Teilung erlangten inneren chemischen Gleichgewichts freiwerdenden Stoffe — durch die Teilung des im Gleichgewicht befindlichen Komplexes entstehen nicht ohne weiteres 2 im Gleichgewicht befindliche — sammeln sich zwischen beiden neuentstandenen Zellen. Die sofort einsetzende oder auch während der Teilung weitergehende Ernährung der Zelle bringt neues Material: Eiweißstoffe und in den assimilierenden Kohlehydrate, deren Überschuß, soweit er an der Zellmembran bindungsfähig ist, an ihr abgelagert wird, soweit er infiltrationsfähig ist, von der Zellulosenmembran imbibiert wird.

Es braucht nicht hervorgehoben zu werden, daß diese Vorgänge je nach der Lage der Zelle am Pflanzenkörper, also je nach den verschiedenen Bedingungen, denen sie ausgesetzt sind, verschiedenartige Endprodukte liefern. So bilden sich die Zellmembranen der Blätter strukturell und chemisch anders aus, als die des Stammes und anders als die der Wurzel,[3]) die bei der höheren Pflanze unter dem besonderen Einfluß der Saugkraft der oberirdischen Teile stehen und sich entsprechend dieser Kraft so entwickeln, daß sie ständig Wasseraufnahmefähigkeit behalten, das heißt dann in biologischer Wertung: die Funktion der Wurzelmembranen ist Wasseraufnahme.

---

[1]) Strasburger, E., Die pflanzlichen Zellhäute. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898.)

[2]) Tunmann, Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913; dort weit. Lit.

[3]) Hansteen Cramer, B., Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 53. 1914.)

Es handelt sich bei der Entwicklung der Zellmembranen um einen Ernährungsvorgang. Wie Störungen im Ernährungsvorgange auf die Membranentwicklung wirken, sagt Küster[1]) in folgenden Worten: „Hemmungen in der Entwicklung der Zellmembranen sprechen sich zumeist darin aus, daß ihr sekundäres Dickenwachstum ganz oder teilweise in Wegfall kommt; die Zellen der Epidermis, die Gefäße, die Sklerenchym- und Kollenchymzellen zeigen alsdann nur mäßig verdickte Wände, oder die typische Ausbildung des Sklerenchyms und Kollenchyms unterbleibt gänzlich."

Als Gerüststoffe treten auf, soweit sie, wie später gesagt wird, nicht als Reservestoffe fungieren, vor allem Eiweiß — umstritten —, Zellulose, Hemizellulosen, Pentosane und die mit letzteren verwandten Pektine, dazu Gummi und Schleime. Daneben stehen die Gerüststoffe speziellerer Natur: Holzstoff, Korkstoff, Kutikularsubstanz, Wachs usw. und anorganische Nebenstoffe: Kalziumkarbonat, Kalziumoxalat und Kieselsäure. Daß auch diese Stoffe in enger Beziehung zum Stoffwechsel stehen, sagt Küster[1]) z. B. für den Holzstoff: „Auffallend ist, daß auch unter den Lebensbedingungen, die unseren Obstbäumen bei der Kultur zur Verfügung gestellt werden — vielleicht sind reichliche Wasserzufuhr und überreiche Ernährung die ausschlaggebenden Faktoren — der Verholzungsprozeß ausbleiben kann: Sorauer fand im Fruchtkuchen das Mark zum Teil unverholzt." Reichliche Ernährung hat also nicht ohne weiteres eine Anreicherung sämtlicher Aufbaustoffe in der Zelle und ihrer Membran zur Folge, sondern es werden die Bedingungen zum Eintritt bestimmter Umsetzungen durch „überreiche Ernährung" auch modifiziert und dadurch manche Stoffe ganz oder teilweise unterdrückt.

Wie eingangs gesagt, werden auch bei der Besprechung der bei den Phanerogamen vertretenen Membrantypen — Eiweiß-, Zellulose- usw.-Membran — vor allem die akzessorischen Stoffe, die eine Membran z. B. zur Holzmembran stempeln, behandelt, nicht die betreffende Membran als ganzes mit all ihren Inhaltsstoffen.

Nach Strasburger[2]) ist auch in behüllten pflanzlichen Zellen das Cytoplasma von einer sehr dünnen, körnchenfreien Plasmahaut umschlossen, die er „Hautschicht" oder „Plasmoderma" nennt. „Die Hautschicht nimmt in keinem Falle an der Strömung teil." (Strasburger[2]).) Sie stellt also eine Reminiszenz an die Pellikula der Flagellaten dar. Man kann sie nicht als eigentliche Membran werten, und doch hat sie für die Zelle, besonders in jungen Geweben und bei krautigen Pflanzen, während des ganzen Lebens eine ungeheure Bedeutung als Hüllschicht. Verworn[3]) sagt: „Die Zellulosehaut entspricht der Tonwand eines Versuchszylinders. Der Primordialschlauch hat semipermeable Eigenschaften", d. h. ihm ist die Fähigkeit der

---

[1]) Küster, l. c.

[2]) Strasburger, Lehrbuch.

[3]) Verworn, Allgemeine Physiologie. Jena 1909.

Osmose, der Turgor der Pflanze und damit ihre Festigkeit, zuzuschreiben. Den „Primordialschlauch“, d. h. den ganzen Plasmaleib für diese Funktion verantwortlich zu machen, ist in dieser Weise wohl nicht möglich[4]), sicher aber ist die an der Oberfläche des Plasmakörpers lokalisierte Schicht, die ja, wie ihre Strömungslosigkeit zeigt, an den übrigen Plasmafunktionen nicht beteiligt ist, besonders dazu berufen, die „Stoffauswahl“, zu treffen, die einer semipermeablen Membran zukommt. Diese ihre Funktion ist also für die Statik der krautigen Pflanze vor allem verantwortlich.

Wie weit sonst noch Proteinstoffe am Aufbau der Zellmembran, auch der Zellulosenmembran, beteiligt sind, dafür besitzen wir, wie Czapek[1]) sagt, „durchaus keinen Anhaltspunkt“. Wiesner[2]) hatte den Satz aufgestellt: „Die Zellwände sind zum mindesten solange sie wachsen, eiweißhaltig.“ Correns[3]) führt schwerwiegende Gründe gegen den Eiweißgehalt der Membran an, unter anderem „die höchst wichtige Tatsache, daß der die Reaktion bedingende Körper erst allmählich in den Membranen auftritt, genau wie die die Verholzung bedingenden Stoffe. Wenn der Körper Eiweiß wäre, so müßte er von Anfang an in den Membranen vorhanden sein, in Plasma oder als Plasmarest, und könnte mit dem Alter der Membran an Menge nur ab-, nicht zunehmen“. (Correns[4]). Es handelt sich bei dem Körper, der die „Eiweißreaktion“ gibt, offenbar um ein Spaltungsprodukt von Eiweiß, um Tyrosin, vermutlich aber um ganz verschiedene. Die zentrifugalen Verdickungen von Haaren werden als Beweis für Plasmagehalt der Membran angeführt. „Was die Bildung von Stacheln, Höckern usw. an Haaren anbetrifft, so ist gar nicht zu verstehen, warum sie nicht, bei stärkerer lokaler Ernährung vom Plasma aus, das der auswachsenden Stelle anliegt, durch molekulares Intussuszeptionswachstum zu Stande kommen könnten.“ (Correns[3]).) Correns kommt zu dem Schluß: „Ein Plasmagehalt der Membranen (in anderer Form als der von Plasmaverbindungen, Einkapselungen, eventuell Plasmafäden in jungen, unfertigen Verdickungsschichten) ist nicht nachweisbar.“ Wir besitzen also für die Annahme von Eiweißstoffen bzw. lebendem Plasma in der Zellmembran nicht nur keinen Anhalt, sondern sehen, daß die Membransubstanz einzig und allein aus Stoffen besteht, die an die Molekelgröße des Plasmamoleküls nicht im entferntesten heranreichen, soweit wir über die Molekelgrößen überhaupt etwas auszusagen vermögen.

So steht Zellulose — dieselbe Zellulose offenbar, die bei Algen und vielen Pilzen in den Membranen mit Sicherheit nachgewiesen ist — der Stärke nahe. Ihre einfachste Polyose bei der

---

[1]) Czapek, l. c.

[2]) aus Correns, S. Anm. 3.

[3]) Correns, Über die vegetabilische Zellmembran, Eine Kritik der Anschauungen Wiesners. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1894.)

[4]) Rippel, A., Semipermeable Zellmembranen bei Pflanzen. (Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 36, 1918) erwähnt, daß „offenbar die Zellwände der Samenschale sogar eine intensivere Semipermeabilität zeigen, als die Plasmamembran“.

Spaltung ist aber Zellose, eine Biose, während die der Stärke Maltose aus der Rohrzuckergruppe bzw. d-Glukose, also eine Hexose ist. Aber auch Zellobiose liefert bei weiterer Hydrolyse d-Glukose. Da die Verbindungen der Rohrzucker- und Zellulosegruppe sich als Anhydride durch Austritt von Wasser, von denen der Traubenzuckergruppe ableiten lassen, ist bei Überproduktion von d-Glukose eine direkte Umwandlung in den einfachsten Membranstoff, die Zellulose, verständlich. Die Umwandlung kann entweder schon im körnigen Plasma erfolgen — dann wandern Zellulosekörnchen auf die Zelloberfläche —, oder sie erfolgt nach Transport von Zucker oder sonst einer löslichen Substanz in das Plasmoderma durch Polymerisation von diesem aus. Dabei ist es gleichgültig, ob die verwendeten Kohlenhydrate eben erst aus der assimilatorischen Tätigkeit der Zelle hervorgegangen oder aus höher molekularen Gebilden aufgebaut sind. Die zuerst von Skraup[1]), der ihr Octoacetat nachgewiesen hat, aufgefundene Zellose ist noch nicht frei in Keimpflanzen gefunden worden.

Die Zellulose ist der Grundbestandteil aller Zellmembranen bei den Phanerogamen. Nach Mangin[2]) besteht vor allem die tertiäre Membranschicht aus Zellulose. Die Bedeutung der Zellulose liegt vornehmlich in dem „Schutz", den sie infolge ihrer Zähigkeit der Zelle gewährt, daneben aber nicht zum wenigsten in ihrer Elastizität, mit der sie dem Turgorprinzip der jungen und der krautigen Pflanzenzellen entgegenkommt.

| | | Wassergehalt | „Rohfaser" in Prozent der wasserhaltigen Substanz | „Rohfaser" in Prozent der Trockensubstanz | |
|---|---|---|---|---|---|
| Samennährgewebe | Hafermehl | 9,45 | 1,86 | 2,05 | J. König |
| | Maismehl | 14,21 | 1,46 | 1,7 | J. König |
| | Erbsenmehl | 11,41 | 1,32 | 1,49 | J. König |
| Samen und Schale | Avena sativa | 12,01 | 11,2 | 12,75 | Grandeau |
| | Zea Mays | 10,75 | 1,74 | 1,95 | Grandeau |
| | Pisum sativum | 13,92 | 5,68 | 6,06 | König |
| Samen und Schale | Prunus persica (Steinkern) | 5,53 | 70,63 | 74,7 | Storer |
| Frucht und Same | Prunus persica (Steinkern) | 80,03 | 6,06 | 30,35 | König |
| | Vaccinium vitis Idaea | 78,36 | 12,29 | 56,8 | König |
| | Piper nigrum | 12,88 | 64,95 | 74,7 | König |
| Weißkraut: | | | | | |
| Blätter: | Mesophyll | 92,31 | . | 10,76 | Dahlen |
| | Rippen | 92,95 | . | 22,28 | Dahlen |
| Stamm: | Saccharum officinarum | 75,41 | 7,04 | 28,6 | König |

[1]) Tollens, Kurzes Handbuch der Kohlenhydrate. Leipzig 1914.
[2]) aus Czapek, l. c.

Zur Beurteilung des Anteiles vom Trockengewicht, der auf die Zellwandsubstanzen verschiedener Pflanzenteile entfällt, seien einige Zahlen aus Czapeks[1]) nach mehreren Autoren zusammengestellter Tabelle angeführt. (S. Seite 242.)

Eng an Zellulose schließen sich die Hemizellulosen und Pentosane an. Die häufigsten, ziemlich sicher erwiesenen Hemizellulosen bzw. Pentosane sind: Galaktane, Mannane bzw. Arabane, Amyloid und Xylane. Im Gegensatz zur Zellulose, die bei der Spaltung Traubenzucker ergibt, sind ihre Spaltungsprodukte Hexosen und Pentosen. Die Beziehungen zwischen Hexosen und Pentosen geben Fingerzeige für die Vorgänge, die im lebenden Chemismus des Plasmas von den hexosenhaltigen Hemizellulosen zu den Pentosanen und umgekehrt führen mögen: Die Hexosen sind oxydierbar zu Hexonsäuren, deren Aldosen sie sind, und unter deren Abbauprodukten die Pentosen gefunden werden. So wird Xylose durch Abbau der Gulonsäure erhalten. Umgekehrt erhält man aus den Pentosen durch Blausäureanlagerung Hexonsäuren und durch Reduktion dieser über die Laktone die zugehörigen Hexosen. Es bestehen also zwischen den einzelnen Bestandteilen der Hemizellulosen und Pentosane Beziehungen, die sich im lebenden Plasma vermutlich in Umsetzungen nach beiden Richtungen hin betätigen und einen immer gültigen Befund erschweren, wenn nicht unmöglich machen. Daraus erklären sich wahrscheinlich auch die Differenzen in den Angaben der verschiedenen Beobachter, wenn man keinen Grund hat, an der Genauigkeit der Beobachtung und der Zuverlässigkeit der Reagenzien zu zweifeln.

Pflanzenphysiologisch haben die Hemizellulosen neben der Bedeutung als Gerüstsubstanzen noch eine andere als Reservestoffe. Es findet dabei eine Ausscheidung aus dem Plasmakörper und Niederschlag auf der Innenseite der Membran wie bei echter Zellulose statt. Schellenberg[2]) sagt: „.... es ist sicher, daß die An- und Einlagerung von zelluloseartigen Körpern in die Membran nur auf Kosten des Zuckers oder in indirekter Weise der anderen Kohlenhydrate geschieht.“ Dafür spricht der Zeitpunkt der Bildung der Wandverdickungen bei den Waldbäumen: nach Beendigung der Zufuhr der Kohlenhydrate aus den Blättern d. h. von August bis Ende November, also bis nach dem Laubfall: „Der ganze Prozeß steht im Dienst der Reservestoffspeicherung; er wird in um so größerem Maße vertreten sein, als die Pflanzen gezwungen sind, längere Ruheperioden (Winter- oder Trockenperioden) zu überdauern. Tatsächlich finden sich dann auch gerade bei den alpinen Holzpflanzen, wie eine vorläufige Untersuchung lehrte, diese Einrichtungen besonders gut ausgebildet.“ (Schellenberg[2]).)

---

[1]) Czapek, l. c.
[2]) Schellenberg, Über Hemizellulosen als Reservestoffe bei unseren Waldbäumen. (Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1905.)

Die Konstitution der Hemizellulosen gestattet offenbar bei Nährstoffbedarf leichter als echte Zelluose, die Ablagerungsprodukte dem Stoffwechsel zuzuführen und wieder nutzbar zu machen. Wieweit die eine oder andere Funktion bei den früher erwähnten Hemizellulosen: Amylomycin, Lichenin, Usnein, Geasterin und anderen nach unserer Kenntnis von den Substanzen angenommen werden kann, ist bereits bei Besprechung der Pilze gesagt. Das die Hemizellulosen beim Keimungsvorgang spaltende Enzym ist Cytase. Als Spaltungsprodukte sind nach Molisch[1]) Hexosen nachgewiesen, und zwar Dextrose, Mannose und Galaktose oder Gemische von diesen. Die Mannane scheinen stets zu den Reservezellulosen zu gehören, während die Galaktane Reservezellulose und Gerüstsubstanzen zusammenfassen. Als typische Reservestoffe treten die Hemizellulosen im Endosperm einiger Samen auf, von denen die als vegetabilisches Elfenbein bekannten Samen der Palme *Phytelephas macrocarpa* wegen ihrer Härte und Elfenbeinweiße beliebt sind und technisch verwendet werden. In den Endospermmembranen der Samen von *Phoenix dactylifera*, Liliaceen, Irideen und Leguminosen treten ebenfalls Reservezellulosen auf, deren Auflösung bei der Keimung mikroskopisch zu beobachten ist. Schellenberg[2]) hat ausgedehnte Untersuchungen „über Hemizellulosen als Reservestoffe bei unseren Waldbäumen" angestellt, um festzustellen, wo Reservestoff und wo Gerüstsubstanz vorliegt, und unter welchen Bedingungen das eine oder andere gebildet wird. Dabei hat er gefunden, daß die Innenlamellen der Libriformfasern aus Hemizellulose bestehen und im Frühjahr aufgelöst werden, wenn in den Fasern noch lebendes Plasma vorhanden ist, und er schließt, daß überall, wo in den Libriformfasern lebendes Plasma gefunden wird, auch Reservezellulose vorkommt. Dies ist z. B. bei *Vitis vinifera* der Fall. Nach Schellenberg[2]) bilden sich bei der Zersetzung „vom Zentrum feine Kanälchen, welche die ganze Verdickungsschicht durchsetzen". Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Robinia pseudacacia* vor. Auch an den Wänden des Parenchyms der primären Rinde — Birke, Erle, Haselnuß, Roßkastanie usw. — und des Leptoms — *Vitis vinifera, Alnus glutinosa, Betula verrucosa*, Koniferen — treten im Frühjahr Auflösungserscheinungen auf, die auf Hemizellulosen schließen lassen.

Die als Innenlamelle der Libriformfasern den anderen Schichten aufgelagerten Hemizellulosen in Zellen ohne Plasma, wie sie bei *Aesculus hippocastanum, Betula verrucosa*, ferner Buche, Eiche, Esche usw. vorliegen, sind als Gerüstsubstanz anzusprechen.

Durch Behandlung mit Hoffmeisterschen Reagentien werden nach Czapek[3]) die Hemizellulosen gelöst. Daher kann man nach Schulze „die Menge der Hemizellulosen in Pflanzenteilen annähernd bestimmen, wenn man die Menge der stickstoff-

---

[1]) Molisch, l. c.
[2]) Schellenberg, l. c.
[3]) Czapek, l. c.

freien Stoffe vor dem Behandeln mit den Hoffmeisterschen Reagentien (1,5 % $H_2SO_4$, HCl oder Eisessig bei 90°) und nach demselben bestimmt:

| Rückstand aus | Vor der Behandlung | Nach der Behandlung | Differenz |
|---|---|---|---|
| Lupinensamen . . . . . . . . | 85,72 % | 25,71 % | 70,0 % |
| Weizenkleie . . . . . . . . . | 92,75 „ | 35,34 „ | 61,9 „ |
| Kokoskuchen . . . . . . . . | 76,09 „ | 37,98 „ | 50,09 „ |
| Palmenkuchen . . . . . . . . | 83,67 „ | 56,49 „ | 32,48 „ |

Der Funktion nach entsprechen die Pentosane vor allem den letzterwähnten Hemizellulosen. Ihre Beteiligung am Gerüstbau der Zellmembran ist nach Czapek sehr groß. Doch ist auch ein Pentosan bekannt, das Amyloid, das in kollenchymatischen Wandverdickungen in den Samen von *Tropaeolum majus, Paeonia officinalis* und *Impatiens Balsamina* auftritt und bei der Keimung größtenteils aufgezehrt wird. Neben dem Amyloid erwähnt Czapek noch Araban und Xylan als Gerüstpentosane, die in Holz, Samenschalen, sklerotischen und weichen Geweben auftreten. Die durch Spaltung aus ihnen erhaltenen Zucker: Xylose und Arabinose, werden auch aus verschiedenen Gummiarten gewonnen, worauf später noch zurückgekommen wird.

Der Pentosangehalt steigt mit dem Wachstum der Membranen vom Tage der Keimung an. Chalmot[1]) fand, daß

| | | | |
|---|---|---|---|
| 6 Wochen alte Gerstenpflanzen | 7 | % der Trockensubstanz, |
| 10 „ „ „ | 7,7—8,1 | „ „ „ |
| 15 „ „ „ | 9,0—10,6 | „ „ „ |
| 21 „ „ „ | 11,9—13,4 | „ „ „ |
| 22 „ „ „ | 12,4—12,7 | „ „ „ |

an Furfurol, einem Spaltungsprodukt der Pentosane liefern. Daß bei herabgesetztem Stoffwechsel im Dunkeln und damit geringerer Membranbildung auch die Pentosanbildung eine geringere ist, zeigten Versuche. Der Pentosangehalt beträgt in Prozenten der Trockensubstanz in:

| | |
|---|---|
| Steinnuß . . . . . . | 1,29 % |
| Roggenstroh . . . . | 24,84 „ |
| Erbsenstroh . . . . | 17,11 „ |
| Birkenholz . . . . . | 25,21 „ |
| Buchenholz . . . . | 33,12 „ |
| Buchenholz . . . . | 23,18 „ |
| Fichtenholz . . . . | 8,83 „ |
| Fichtenholz . . . . | 9,20 „ |
| Eichenholz . . . . | 19,69 „ |

(nach Tollens, Landwirtschaftl. Journ. Bd. 44. 1896. aus Czapek[1]).)

| | |
|---|---|
| Walnußschale . . . . | 5,92 % |
| Walnußkern . . . . . | 1,51 „ |
| Wacholderbeere . . . | 6,0 „ |
| Himbeere . . . . . . | 2,68 „ |
| Weinbeere . . . . . . | 0,48 „ |
| Blätterkohl . . . . . | 2,05 „ |
| Meerrettich . . . . . | 3,11 „ |
| Wasserrübe . . . . . | 0,36 „ |
| Gurke . . . . . . . | 0,19 „ |

(nach Wittmann, Bot. Centralbl. Bd. 87. 1901. aus Czapek[1]).)

[1]) aus Czapek, l. c.

Ein Stoff, der chemisch weder mit Zellulose noch mit den Pektinstoffen übereinstimmt, und der zum Teil auch Auflösungsprozessen unterworfen ist, ist in der von Mangin Callose genannten Substanz gegeben. Besonders massig ist sie im oben schon erwähnten sogenannten Callus der Siebröhren und in den Pollenschläuchen ausgebildet: „In den Siebröhren tritt sie auf, wenn die Saftleitung im Innern der Siebröhren gehemmt werden soll, in den Pollenschläuchen, um das Rückströmen des Plasmas zu den alten Teilen des Pollenschlauchs zu verhindern." (Molisch[1].) Nach Schellenberg[2], der den Callus mit den Hemizelluloseverdickungen des Leptomparenchyms vergleicht, wird er ebenso wie diese bei Bedarf weggelöst. Doch ist die Ursache dieses Prozesses wohl darin zu suchen, daß im Frühjahr wieder eine gesteigerte Inanspruchnahme der Siebröhren eintritt, die im Herbst den Callusverschluß gebildet hatten, weil der Strömungsdruck der Eiweißstoffe allmählich nachließ.

Callose kommt nach Mangin neben Zellulose und Pektinstoffen besonders in den Cystolithen, ferner in der Membran verkalkter Haare vor. Da ein makrochemischer Nachweis der Callose bisher noch nicht möglich war, ist der Stoff sehr hypothetisch und daher wird auf die weiteren Manginschen Funde nicht näher eingegangen. Czapek[3] behandelt die Callose unter den Pektinstoffen.

Einen gemeinsamen Bestandteil der Pentosane und der jetzt zu besprechenden Pektinstoffe, sowie der dann folgenden Gummi und Schleime hat F. Ehrlich[4] in der d-Galakturonsäure gefunden. Das gibt sicherlich einen Fingerzeig in der eingeschlagenen Richtung, allen Zellwandsubstanzen eine Stelle im Stoffwechsel der Zelle zuzuweisen und den Punkt festzustellen, an dem sie aus dem vitalen Chemismus ausgeschieden sind. Jedenfalls schlägt Ehrlich einen Weg ein, der den Problemen nicht in der vagen Art und Unsicherheit der Farbstoffreaktionen zuleibe rückt. Für die Koagulation der Pektine, die vielleicht öfter, als bisher erwiesen, in Pflanzensäften vorkommen, scheint ein Enzym: Pektase, verantwortlich zu sein, durch dessen Wirksamkeit im Verein mit löslichen Erdalkalisalzen offenbar die Überführung der Pektinstoffe in feste Formen ermöglicht ist, wie sie in den Zellmembranen vorliegen. Hier können sie aber, wie später bei den Gummi und Schleimen besonders betont werden wird, noch chemischen Veränderungen unterworfen werden.

Die Ableitung der Pentosane und Pektinstoffe von einer gemeinsamen Stufe findet auch darin einen Beleg, daß die meisten

---

[1]) Molisch, l. c.
[2]) Schellenberg, l. c.
[3]) Czapek, l. c.
[4]) Ehrlich, F., Die Pektinstoffe, ihre Konstitution und Bedeutung. (Chemik.-Zeitg. 1917.)

Pektinstoffe bei der Hydrolyse nach Molisch[1]) Pentosen, besonders Arabinose liefern. Andere geben in Analogie zu den Hemizellulosen Hexosen, z. B. Galaktose und daneben Säuren.

Ehrlich ging bei seinen Untersuchungen von dem sogenannten Rübenmark aus, den nach Zerkleinern und Auswaschen von Zucker- und Futterrüben verbleibenden Zellmembranrückständen, und kommt zu denselben Befunden. Das „Rohpektin" — eben diese Rückstände — besteht regelmäßig „aus zwei leicht voneinander trennbaren Substanzen. Die eine davon, in geringeren Mengen auftretend, ist ein linksdrehendes Araban ..." „Die Hauptmenge des Rohpektins besteht aus einer stark rechtsdrehenden Verbindung, die sich als das Kalzium-Magnesiumsalz der Pektinsäure, einer Estersäure, erwiesen hat." (Ehrlich[2]).) Diese Säure steht über die d-Galakturon-Säure hinweg in Beziehung zur d-Galaktose, die oben schon als Bestandteil der Pektine angeführt wurde. Czapek[3]) führt einige Untersuchungsbefunde über den Gehalt verschiedener Pektine an Pentosen bzw. Hexosen an:

aus Rübenpektin: Arabinose und Galaktose,
aus Birnenpektin: Galaktose,
aus Pflaumenpektin: Arabinose,
aus Quittenpektin: Arabinose und Galaktose

und andere. Auch Ehrlich hat seine Untersuchungen auf Pektinstoffe verschiedener Herkunft erstreckt und ist überall zu dem vorher erwähnten Resultat gekommen. Er kommt zu dem Schluß: „Nach dem gegenwärtigen Stande meiner Untersuchungen glaube ich als sehr wahrscheinlich annehmen zu können, daß die Konstitution des natürlichen Pektins der pflanzlichen Zellmembranen aufzufassen ist als das Kalzium-Magnesiumsalz einer komplexen Anhydroarabinogalactosemetoxytetragalacturonsäure."

Pektinstoffe wurden früher schon bei den Diatomeenschalen als Kittsubstanzen angeführt. Auch bei den Phanerogamen spielen sie eine ähnliche Rolle insofern, als die Mittellamelle oder primäre Membran, die aus den Hautschichten zweier Nachbarzellen ausgeschieden wird und die die Zellen miteinander verkittet, aus Pektinstoffen besteht. Da die Mittellamelle ihrer Entstehung nach nicht einheitlich ist, sondern von beiden benachbarten Hautschichten stammt, ist es nicht erstaunlich, daß sie sich bei der Bildung von Interzellularräumen zu spalten vermag, wobei die entstehenden Lamellen an den Ursprungsmembranen haften bleiben. Erst in der sekundären Membran soll Zellulose zu den Pektinen hinzutreten und die tertiäre dann überwiegend aus Zellulose bestehen. Das beweist, daß die Stoffwechselvorgänge der jugendlichen Zelle anders sind als die der älteren und daß

[1]) Molisch, l. c.
[2]) Ehrlich, l. c
[3]) Czapek, l. c.

überall dort, wo in älteren Zellen Pektinstoffe gebildet werden, diese aus ähnlichen Vorgängen hervorgehen, wie die jugendlichen Pektinbildungen. „Die Pektinverbindungen nehmen in den äußeren Teilen der sekundären Membranschicht, wenn dieselbe unverholzt bleibt, mit dem Alter zu und tragen zur Verstärkung der Mittellamelle oder primären Membranschicht bei." (Strasburger[1].) Pektinverbindungen sind nach Mangin mit Zellulose innig vereint in allen jungen Geweben, den Zellen der Vegetationsspitze und der Folgemeristeme, in den weichen Geweben, im Phloem, Kollenchym, der Epidermis enthalten, ja sie fehlen nicht in den meisten verholzten, verkorkten und kutinisierten Geweben.

Das Vorkommen der Gummi und Schleime tritt durch Austritt dieser Substanzen aus dem Pflanzenkörper häufig auffällig in die Erscheinung.

Nach ihrem Bildungsmodus scheinen Gummi und Schleime und die weiter unten kurz zu erörternden Harze übereinzustimmen.

Auf die Verwandtschaft der Gummi und Schleime mit den Pektinstoffen als Umwandlungsprodukten derselben wurde oben verwiesen. Beide Klassen fassen offenbar sowohl chemisch wie pflanzenphysiologisch die heterogensten Elemente zusammen und beide sind sicherlich trotz ihrer gemeinsamen Beziehungen scharf voneinander zu trennen. Ruhland[2]) hat als Einteilungsmodus das Verhältnis Wasser gegenüber und den mechanischen Zusammenhalt gegeben und unterscheidet: die Gummis als klebrige, fadenziehende Kohlenhydrate, die in Wasser zu filtrierbaren Flüssigkeiten löslich sind, von den nicht fadenziehenden, in Wasser quellenden Schleimen. Chemisch stellen die Gummis offenbar Gemische von anorganischen und organischen Substanzen dar. Ehrlich[3]) hat in vielen die d-Galakturonsäure nachgewiesen, „besonders im Traganth, dann auch im Kirschgummi, im Gummi arabicum, Carragheenschleim usw.". Durch Hydrolyse lassen sich aus allen Arabinose, Xylose oder Galaktose abspalten oder ein Gemisch von diesen. Tunmann[4]) sagt: „Näher bekannte Bestandteile der Gummiarten sind Arabin (wasserlöslich im Gummi arabicum), Cerasin (metarabinsaurer Kalk, quellbar, im Kirschgummi) und Bassorin (quellbar, im Bromeliaceen-Gummi und im Traganth)."

„Die pflanzlichen Produkte und Sekrete, welche man als Gummi bezeichnet, und welche als Verschluß von Wunden erzeugt werden oder als Symptome anderweitiger pathologischer Zustände (Altersveränderungen, Parasiten) auftreten, dürften wohl sämtlich den Zellmembranen bestimmter Gewebskomplexe: Markparenchym, Holzparenchym, Rindenparenchym ihren Ursprung verdanken. Bekannt ist, daß das Traganthgummi sehr deutlich

[1]) Strasburger, Lehrbuch.
[2]) aus Molisch, l. c.
[3]) Ehrlich, l. c.
[4]) Tunmann, Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913.

zellige Struktur besitzt, welche beweist, daß das Gummi verquollenen Zellmembranen entspricht.“ (Czapek[1]).) Ähnliche Strukturen hat Wiesner[1]) im Gummi von *Moringa pterygosperma* und *Cochlospermum gossypium* entdeckt. Offenbar besteht der traumatische Reiz vor allem darin, daß durch den gesteigerten Zufluß in die unverletzten Nachbarzellen, die infolge ihres Bloßlegens im Stoffwechsel einer unverhältnismäßig hohen Beanspruchung unterworfen sind, chemische Körper, vielleicht doch die bestrittenen Enzyme, in die Membranen infiltriert werden, und dort spezifische Reaktionen veranlassen. Da der gesteigerte Saftstrom, der dem jugendlichen Gewebe entsprechen oder ihn übersteigen mag, Zellwandbildungsstoffe in gelöster Form in großer Menge mit sich führt und damit auch die Stoffe, die die Zellwandbaustoffe in Lösung halten, ist es nicht verwunderlich, daß die Infiltration der Zellmembran zu ihrer völligen oder teilweisen Auflösung führt, wobei offenbar zuerst und vor allem die Pektinlamellen angegriffen werden. Aus demselben Grunde ist auch die Gummientstehung in gesunden Elementen zu verstehen, in denen nicht sichtbare Zellsaftstauungen vor sich gehen mögen, ebenso die beobachtete Gummibildung, die auf lebende und tote Anteile in gleicher Weise konservierend wirkt und nichts zerstört, die also offenbar nur auf die im gesteigerten Saftstrom mitgeführten Baubestandteile zurückzuführen ist, wobei vielleicht nur geringfügige Veränderungen in den betroffenen Zellen auftreten, vielleicht auch der Herd der Gummientstehung — also der Ort der Säftestauung — von dem Wundherd entfernt liegt, die lösenden Enzyme also schon vorher in Wirksamkeit treten. Auch die die Menge der an der Wundstelle vorhandenen Zellhautstoffe übersteigende des Gummis findet darin ihre Erklärung, daß zu den Auflösungssubstanzen noch die durch den gesteigerten Saftstrom mitgeführten hinzutreten, handelt es sich doch dabei um eine sogenannte „pathologische Hyperplasie“. Jedenfalls ist nicht nur die Zellhaut der Auflösung unterworfen, sondern auch plasmatische Zellbestandteile, wie überhaupt die Gummibildung nicht einzig und allein als Zellhautvorgang aufzufassen ist. Daß die Gummi, meist typische Zerfallstoffe der Membran, im Anschluß an wichtige Membranbaustoffe behandelt werden, hat seinen Grund nur in der erörterten chemischen Verwandtschaft mit den Pektinen. Dafür, daß der gesteigerte Saftzufluß für die Gummibildung verantwortlich zu machen ist, liefert einen Beweis die von Küster[2]) erwähnte Tatsache, daß an durch Teer oder Baumwachs geschützten Wunden wenig oder gar keine Gummibildung eintritt. Daraus, daß zwar viele, aber nicht alle Pflanzen auf Trauma durch Gummi reagieren und die reaktionsfähigen in verschiedener Stärke, folgt, daß die Stoffwechselvorgänge, um die es sich handelt, spezifischer Natur sind.

---

[1]) Czapek, l. c.
[2]) Küster, l. c.

Ruhland erklärt nach Küster[1]) aus dem Vorkommen mehrkerniger Zellen im Gummi die Wundgummibildung durch Oxydation des Kohlenhydratmaterials, das bei nicht durchgeführter Querwandbildung verwendet wird: „Die Bedeutung des Wundreizes findet Ruhland darin, daß durch die Wunde der für diesen Prozeß notwendige Sauerstoff ins Innere der Gewebe gelangt."

Je nachdem der Herd der Gummibildung mit dem Wundherd zusammenfällt oder von ihm entfernt liegt, scheint die Äußerung verschieden zu sein: einerseits kommt sie in einer Imprägnierung der Membranen, andererseits in sogenanntem Gummifluß zum Ausdruck. Das sogenannte Schutzholz an Wunden von Laubhölzern liefert nach Küster[1]) ein Beispiel der Imprägnierung der Membranen, ebenso wie das Kernholz in alten Stämmen. Küster trennt die Erscheinung des Gummiflusses oder der Gummosis ebenfalls streng von den vorher erwähnten, schon aus dem ontogenetischen Grunde, weil hier das Gummi „auf Kosten der Membranen, die der Lösung anheimfallen," entsteht. „Die Zellen- und Gewebeverflüssigung kann in den verschiedensten Geweben einsetzen — im Holz und in der Rinde, im Phelogen des Stammes, in Blättern, in Früchten und Samen." (Küster[1]).) Bei folgenden Familien ist sie typisch: bei Amygdaleen, Rutaceen und Leguminosen (besonders den *Acacia*-Arten, die z. B. das Gummi arabicum des Handels liefern, *Acacia Verek* und andere), ferner *Astragalus*-Arten (*Astragalus gummifer* und *A. microcephalus*), von denen das Traganth des Handels stammt, und anderen.

Die Schleime sind in physikalischer Hinsicht einheitlicher als die regellos ausgeschiedenen Gummimassen: sie zeigen eine Struktur, die aber gewöhnlich erst nach Behandlung mit Reagentien auftritt: „Es zeigen sich dann Schichten, zuweilen auch radiale Streifen, oder in den homogenen Massen radiale Risse, tüpfelartige Kanäle, ferner körnige Fällungen und dergleichen." In chemischer Hinsicht sind die Schleime neben die Gummis zu stellen, sie liefern auch bei der Hydrolyse besonders Arabinose und Galaktose. Nicht alle zeigen Pektinverwandtschaft, Mangin[1]) unterschied neben den Pektoseschleimen: Zelluloseschleime, Kalloseschleime, gemischte und unbestimmte. Gewöhnlich treten Mischschleime auf, die darauf hindeuten, daß der Stoffwechselvorgang, der zur Entstehung der Schleime führt, die Eigentümlichkeit besitzt, alle Membranstoffe in flüssig-kolloidaler Form zu erhalten. Es fehlt offenbar das Erstarrungsenzym.

Die ontogenetischen Befunde, die teils die Mittellamelle oder die sekundäre Membran, teils das Plasma als Bildungsherd der Schleime bezeichnen, sind mannigfach. Soviel steht fest — und dadurch unterscheiden sich die Schleime von den Gummis —, daß die Schleime, wofür auch die Schichtung spricht, integrierende

[1]) Küster, l. c.

Bestandteile mancher Membranen bilden, d. h. den festen Membranlamellen als Verdickungsschicht anliegen, die mehr oder weniger das Lumen der Zelle einnimmt. Die Interzellularschleime stellen offenbar Umwandlungsprodukte der Mittellamelle dar, dagegen werden die meisten anderen Schleime nach Tunmann[1]) „direkt als Schleimmembran angelegt, dann ist die sekundäre Membran eine Schleimschicht". Wie die Hemizellulosen finden die Endospermschleime als Reservestoffe Verwendung. Die wichtigsten bekannten Funktionen der Schleime sind „Feuchthalten", „Keimungsschutz" durch Befestigung im Boden, sowie Quellungsmechanismus bei Samen, „Transpirationsschutz" bei Knospen, „Schutz" der jungen Triebe bei Wasserpflanzen gegen Tierfraß. . Pektoseschleime, wie sie auch als Gallertscheiden bei Algen erwähnt worden sind, sollen bei Malvaceen, Tiliaceen, Rosaceen, Abietineen und Cycadeen vorkommen, Calloseschleime in der Wand der Pollenmutterzellen. Häufig ist diffuse Schleimbildung in der Blattepidermis, z. B. bei *Barosma, Serjania* und Ericaceen, wobei der Sitz der Schleimbildung nach Walliczek[2]) in der Innenwand der Epidermiszellen zu liegen pflegt. Bei der epidermalen Verschleimungsmembranschicht mancher Samen, z. B. von Cruciferen, *Linum*, Lythraceen, *Plantago* usw., ist die Außen- und Innenwand an der Bildung beteiligt.

Als besonders auffällige Bildungen seien die Schleimzonen an Silenenstengeln, z. B. *Lychnis viscaria*, erwähnt, die zwischen den Verdickungsschichten der Epidermiszellen und der Kutikula entstehen und allmählich die Kutikula sprengen.

Offenbar ganz anders zu werten als die bisherigen sind die Substanzen, die besonders typisch für die Phanerogamen-Membran sind: Holzstoff, Korkstoff und Kutikularstoff. Über ihre chemische Individualität ist Klarheit noch nicht geschaffen.

Selbst über den spezifischen Holzstoff, dessen Ergründung wegen der offenbar ihm zuzuschreibenden technisch wertvollen Eigenschaften des Holzes eine wirtschaftliche Bedeutung erlangt hat, ist keine Einigkeit erzielt. Aus der Menge der Deutungen können nur die Berücksichtigung finden, die am meisten Wahrscheinlichkeit für sich haben. Dabei muß zuerst gleich wieder betont werden, daß nicht von „der" Holzmembran im Gegensatz z. B. zur Zellulosemembran gesprochen wird, da dieser Begriff nach der bisher gewonnenen Einsicht in die physikalische und chemische Struktur einer Holzpflanzen-Zellhaut nur zum Ausdruck bringt, daß neben den schon besprochenen Membranaufbaustoffen noch ein oder einige Inhaltsstoffe besonderer Natur auftreten. Besonders die chemische Grundlage der verholzten Membran und das Auftreten des Holzstoffes in der Ontogenese erst nach Bildung des grundlegenden Membrangerüstes zeigen, daß die sogenannte Holz-

[1]) Tunmann, l. c.

[2]) Walliczek, Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1893.)

membran als Zellulosemembran zu betrachten ist, die erst allmählich durch die besonderen Stoffwechselvorgänge bestimmter Phanerogamenzellen umgeprägt wird. In der Phylogenie trat diese Umbildung bestimmter Zellmembranen nach Linsbauer[1]) zuerst bei den Pteridophyten auf; die zahlreichen Analysen ergeben in der Holzmembran durchschnittlich 50—60 % Zellulose. Durch Farbreagentien ist die Zellulose gewöhnlich erst nach Entfernung eines Teiles der „Inkrusten", eben der typischen Holzstoffe, nachzuweisen. Neben Zellulose treten Hemizellulosen und ein Pentosan auf: das Xylan, auch Holzgummi genannt. Tollens[1]) schreibt von der Zellulose, daß sie als Oxyzellulose, „d. h. mit etwas mehr Sauerstoff als der Formel $C_6H_{10}O_5$ entspricht, verbunden vorhanden" ist. In manchen Hölzern beträgt der Gehalt an Zellulose und Xylan zusammen 80 % und mehr. „In den xylanarmen Koniferenhölzern scheint nach Bertrand Mannan an Stelle des Holzgummi zu treten, ebenso bei den Cykadeen, während Gnetaceenhölzer keine Mannose liefern." (Czapek[3]).) Über den Zusammenhang der Holzstoffe mit Zellulose sind verschiedene Meinungen in der Literatur verbreitet. Nach dem Vorgange von Payen[4]), der die aus dem Holz durch Behandlung mit Alkohol, Äther, verdünnter Lauge und Säure extrahierten Stoffe: matières incrustantes nannte, wird einerseits angenommen, daß die Holzstoffe als Inkrusten die Zellulose derart umhüllen, daß z. B., wie oben gesagt, Farbreaktionen der Zellulose nicht ohne weiteres möglich sind. Die andere zuerst von Erdmann[4]) ausgesprochene Meinung verwirft diese mechanische und tritt für chemische Bindung der anderen Stoffe mit Zellulose ein. So sagt Correns[5]): „Die in den Membranen vorkommenden Benzolderivate (Coniferin, Tyrosin usw.) sind nicht einfach infiltriert vorhanden, sondern werden irgendwie in den Membranen festgehalten, vielleicht durch chemische Bindung." Tollens[2]) meint: „Die drei Substanzen oder Substanzgruppen, Zellulose, Holzgummi und Lignin sind anscheinend nicht frei nebeneinander, sondern, wahrscheinlich ätherartig, d. h. durch Sauerstoffbindung, miteinander verbunden ...." Auf die Correnssche Arbeit wird dann noch zurückgekommen. Der Holzstoff wurde früher mit dem Sammelnamen: Lignin bezeichnet. Die neueren Untersuchungen haben erwiesen, daß Lignin nichts Einheitliches darstellt. So bezeichnen die einen vor allem Coniferin, die anderen Coniferin, Vanillin und Holzgummi las hauptsächlichste Gemengteile des Lignins. Jedenfalls handelt es sich um aromatische Aldehyde, da die bisher als einwandfrei erwiesene Schiffsche Aldehydreaktion mit Rosanilin und schwefliger Säure eintritt. Nach dem Vorgang

---

[1]) Linsbauer, H., Zur Verbreitung des Lignins bei Gefäßkryptogamen. (Österr. botan. Zeitschr. 1899.)
[2]) Tollens, Kurzes Handb. d. Kohlenhydrate. Leipzig 1914.
[3]) Czapek, l. c.
[4]) aus Czapek, l. c.
[5]) Correns, S. 50.

der anderen isolierte Czapek[1]) durch kochende Zinnchlorürlösung in dem Hadromal ein weiteres aromatisches Aldehyd. Aber auch dessen Individualität ist bestritten. Grafe[2]) bezeichnet Hadromal als ein Gemenge von Vanillin, Methylfurfurol, Brenzkatechin und Coniferin, welche Stoffe „zum Teil mit der Zellulose der Membran in ätherartiger Bindung stehen, zum Teil in Harz aufgenommen sind und zum geringsten Teil frei sich in der Membran finden“. (Grafe aus Molisch[2]).) Auch Czapek war für eine teilweise chemische Bindung: „Wahrscheinlich ist das Hadromal zum größten Teil als Ester von Zellulose und anderen Kohlenhydraten („Verholzung“ von Mittellamellen!) im Holze vorhanden; kleine Mengen freien und direkt extrahierbaren Hadromals sind aber nach meinen Erfahrungen stets außerdem vorhanden.“ Benzolderirate also sind offenbar für die Besonderheiten der Holzmembran verantwortlich zu machen. Die geringen Mengen stickstoffhaltiger Substanzen (weniger als 1 %), die bei Holzanalysen eruiert wurden, dürften auf nichtmembranöse Zellbestandteile zurückzuführen sein. Über die anorganischen Beimengungen der Asche gilt das, was später über anorganische Stoffe überhaupt als Inhaltsbestandteile von Membranen gesagt wird.

„Die Verholzung tritt zu einer Zeit in der Zelle ein, wo sie immer noch Protoplasma führt; eine abgestorbene Zelle kann nicht mehr verholzen.“ (Schellenberg[3]).) „Zugleich mit dem Aufhören des Wachstums ist der Verholzungsprozeß beendet.“ (Czapek[1]).) Diese Beziehungen des Plasmas und der Wachstumssistierung zur Verholzung geben Anhaltspunkte zur physiologischen Würdigung.

Wie bei dem Tyrosin, das Correns[4]) in den Membranen gefunden zu haben meint, und das er als Spaltungsprodukt des Zelleiweißes verstanden wissen will, handelt es sich bei den aromatischen Aldehyden um Spaltungsprodukte des Plasmas, die teils in einem für gewisse Zellen oder Zellsysteme spezifischen Stoffwechsel, teils als Zersetzungsprodukte des sich selbst verzehrenden, d. h. durch enzymatische Prozesse abbauenden Plasmas abgeschieden werden. Wieweit das eine oder andere bei den verschiedenen Zellen mit verholzten Membranen zutrifft, müßte nachgewiesen werden. Das ist jedenfalls anzunehmen, daß die Verholzungsprodukte von Zellen, die allmählich ihr Plasma völlig verlieren und dann erst den höchsten Grad ihrer Verholzung erreichen, aus Plasmaabbau stammen.

---

[1]) Czapek, l. c.

[2]) aus Molisch, l. c.

[3]) Schellenberg, Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembranen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896.)

[4]) Correns, l. c.

Der Verholzungsprozeß beginnt sehr früh und schreitet nach Burgerstein[1]) rasch fort: „Zuerst, und zwar außerordentlich früh verholzen die Gefäße. Hierauf die Holzzellen und das Holzparenchym, sehr bald darauf die Bastzellen, und relativ spät beginnt die Verholzung im Marke." Ausnahmen von dieser Reihenfolge kommen in den Familien der Urticaceen, Cannabineen, Lineen und Apocyneen vor und deuten auf Verschiebungen im Gesamtstoffwechsel dieser Formen. „Der Keimling hat keine verholzten Membranen, aber sehr früh, schon am 3. bis 4. Tage nach der Keimung, beobachtet man bei vielen Pflanzen verholzte Gefäße. Die zuerst ausgebildeten Gefäße sind Ring- und Spiralgefäße. Die Verholzung ist bei diesen nur auf die Verdickungsleisten beschränkt." (Schellenberg[2]).) Die Gefäße sind neben den Holz- oder Libriformzellen die wichtigsten verholzenden Elemente. Erst nach völliger Ausbildung der Verdickungsleisten — die Querwände der Zellen sind noch erhalten, ebenfalls ihr lebender Inhalt — wird die Gefäßwand verholzt. Dagegen tritt bei den Tüpfel- und Netzfasergefäßen die Verholzung gleichmäßig in der ganzen Membran ein. In den jungen Tracheiden, die mit der Verholzung wie alle Zellen „im lebenden plasmaerfüllten Zustande" (Czapek[3]) beginnen, verholzen zuerst die Schraubenleisten, während die Membran noch Zellulosecharakter zeigt. Es ist anzunehmen, daß die Verdickungsleisten, solange sie sich in statu nascendi befinden, für die Holzsubstanzen aufnahmefähiger sind und daher eher verholzen, als die übrige Gefäßwand. Im Phloemteil bezeichnet Burgerstein[4]) die Membranen der Bastzellen als wichtigste Holzstoffspeicherer und unterscheidet: ganz verholzte, partiell verholzte und vollkommen unverholzte. Wie bei Farnen und Lycopodiaceen sind bei vielen Phanerogamen die Zellmembranen der Gefäßbündelscheide verholzt und bei vielen Monokotyledonen (z. B. *Iris, Echeveria, Begonia, Ruscus, Asparagus*) der sogenannte Verdickungsring, d. h. ein Kreis prosenchymatischer Zellen im Stengelparenchym. Die Membranen der Markstrahlzellen verholzen nach Schellenberg[2]) in der Regel auch früher oder später. Die Zellwände des Markparenchyms sind oft verholzt, selbst ab und zu im Mark krautiger Pflanzen. Die Sklerenchymzellen sind in sämtlichen Verdickungsschichten, z. B. in den Zellen der Amygdaleen- und Juglandeen-Samenschalen verholzt. Im Hautgewebe ist Verholzung der Membran selten, so an den Samenflügeln der Coniferen: *Pinus silvestris, rubra, uncinata, Abies excelsa,* sowie an den Stacheln, die verholzte Auswüchse der Oberhaut darstellen. (Nach Burgerstein[1]).) Nach Schellenberg[2]) zeigen die Parenchymzellen der Blätter „fast immer unverholzte Zellwände. Schwach verholzt sind sie bei älteren Coniferen- und Cycadeen-Nadeln".

[1]) Burgerstein, Untersuchungen über das Vorkommen und die Entstehung des Holzstoffes in den Geweben der Pflanzen. (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien.)

[2]) Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896.

[3]) Czapek, l. c.

Auf die interessante Tatsache, daß Parenchymzellen des Holzkörpers, die einen Harzgang umschließen, unverholzt bleiben, wird später zurückgekommen.

Die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung der Membranverholzung für die Pflanze ist umstritten und die biologische Wertung noch nicht endgültig entschieden.

Mit der Zellulosemembran, die durch ihre Elastizität den Turgor ermöglichte und der aufrechten krautigen Pflanze die nötige Stabilität verlieh, im Verein mit der Verkittung der Zellen zu festen Verbänden durch die pektinösen Mittellamellen hatte die Pflanze das Festland erobert und konnte, je dicker die Membran wurde, desto besser einem zu großen Wasserverlust Widerstand entgegensetzen, zumal sie zu der dickeren Membran noch eine besondere Lamelle in der später zu erörternden Kutikula und ihren Derivaten „erfand".

Hat nun die Verholzung die Versteifung und Wasserleitung verbessert oder der Pflanze andere Vorteile zu höherer Entwicklung gebracht? das ist die biologische Frage, die das entwicklungsgeschichtliche Problem lösen helfen muß, daß in den höchsten Klassen der Gymnospermen und Angiospermen verholzte Pflanzen die höchste Ausgestaltung ihres Körpers erreichen.

Die früher allgemein anerkannte Anschauung, daß die verholzte Membran durch größere Festigkeit und durch Verbesserung der Wasserleitung der Pflanze erlaubt, die Dimensionen der höchsten Bäume zu erreichen, ist von Schellenberg[1]) bekämpft worden. Durch Belastungs- und Dehnungsversuche erweist er, „daß die Festigkeit einer Membran unabhängig von ihrer Verholzung ist", und „daß die Verholzung auf die Dehnbarkeit unserer Hölzer keinen Einfluß hat". Untersuchungen über die Quellfähigkeit verholzter Fasern und die Überlegung, daß es stark verholzte Membranen gibt, die wie die Bastfasern und Steinzellen mit Wasserleitung nichts zu tun haben, führen ihn auch im Gegensatz zu Sachs[1]), der die „leichte Durchdringlichkeit für Wasser ohne bedeutende Aufquellung" als spezifische Eigenschaft der Holzmembran erklärt hat, zu dem Schluß, daß die Permeabilität für Wasser und damit das Leitungsvermögen bei verholzten Membranen nicht größer ist, als bei unverholzten. Schellenberg[1]) faßt seine Ergebnisse in die Worte zusammen: „Nach den mechanischen Eigenschaften der verholzten Zellmembran ist zu schließen, daß ihre Substanz eine modifizierte Zellulose ist, deren mechanische Eigenschaften jedoch keine Änderung erfahren; im Gegenteil, wir treffen bei den verholzten Membranen dieselben Abstufungen in der Größe, der Festigkeit, Dehnbarkeit, Quellbarkeit wie bei den unverholzten."

Die experimentellen Befunde Schellenbergs sind von Belang für das Verständnis der Frage nach der Bedeutung der

---

[1]) Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896.

Verholzung für die Pflanze, aber nicht in dem Schellenbergschen Sinne. Es handelte sich bei der Neuerfindung der Verholzung nicht darum, daß die Pflanze „einen Stoff gefunden" hatte, der vorzüglichere mechanische Eigenschaften besaß als Zellulose, sondern die Bedeutung der Holzstoffe und des Prozesses ihrer Entstehung liegt darin — die Unangreifbarkeit der Schellenbergschen experimentellen Befunde und Berechnungen vorausgesetzt —, daß die Pflanze durch sie eine Verdichtung und Verdickung der Membranen herbeiführen kann, sogar zu einer Zeit, wo dem Plasmakörper Aufbau von Membran-Kohlenhydraten nicht mehr möglich ist, daß also die relative Stärke — wie jede mikroskopische Untersuchung von Holzzellmembranen zeigt — der Membranen auch dann noch durch Plasmaabbau zunimmt. Mit der Einführung der Vorgänge der Holzstoffbildung — dieses Plasmaabbaus, der aber nicht nur als Alterserscheinung, sondern auch in jungen Zellen schon auftritt, — in den Stoffwechsel ist der Pflanze ein Mittel in die Hand gegeben, mit geringerem Kräfteaufwand gleichen Ansprüchen gerecht zu werden. Auch die Überlegung, daß nur ein geringer Prozentsatz der Holzzellmembran aus den spezifischen Holzstoffen besteht, spricht nicht dagegen. In dem Abbau des Protoplasten werden wahrscheinlich auch Kohlenhydrate frei, die bei dem Aufbau der Zellmembran eine Rolle spielen, aber unter den Kohlenhydraten des Zellulosegerüstes nicht besonders erkannt werden können. Abgesehen von dieser chemisch-physiologischen Bedeutung der Holzstoffbildung ist noch daran zu denken, daß durch die Holzmembranbildung und das Einstellen des Wachstums in Holzzellen eine konstante Versteifung eingeführt wurde, die höher zu werten ist, als die mit der wechselnden Turgeszenz wechselnde der krautigen Gebilde.

Im Zusammenwirken mit äußeren Faktoren trat in der Herausbildung des Stammes der Bäume eine gesteigerte Lebenstätigkeit an der Peripherie des Pflanzenkörpers auf — Kambium —, die allmählich zu einer Vernachlässigung und schließlich Ausschaltung der mehr axial gelegenen Zellen führte, und ihre Ausschaltung hatte einen Abbau des Protoplasten zur Folge, der in Wechselwirkung wieder für die Intensität des Gesamtlebens bedeutungsvoll wurde und die Ausgestaltung zu den gewaltigen Dimensionen gestattete.

Kurz erwähnt sei die Imprägnierung von manchen Holzmembranen durch Harz. Wenn auch die Individualität der Harze noch nicht sicher erwiesen ist, so scheinen sie doch dem Holzstoff nahezustehen: Küster[1]) schreibt zwar: „Ätiologisch wie histogenetisch stimmt der Gummifluß mit dem Harzfluß (Resinose) durchaus überein." Die Beziehung der Harzbildung zur Holzstoffbildung leuchtet aber klar aus der Tatsache hervor, daß die Parenchymzellen, die einen Harzgang umschließen, unverholzt bleiben, so daß es scheint, als ob der Chemismus der Zelle nach

[1]) Küster, l. c.

Abgabe der Harzstoffe, die hier als Sekrete auftreten, nicht mehr die Fähigkeit zur Holzstoffbildung besäße. Nach Tschirch[1]) wird das Harz von Drüsenhaaren in der sogenannten „resinogenen" Membranschicht, die unter der Kutikula liegt, gebildet.

Die die Verkorkung bewirkenden Elemente sind, soweit sie bisher gefunden und untersucht sind, größtenteils chemisch von anderer Natur als die typischen Holzstoffe. Jedenfalls scheint die hauptsächlichste Beteiligung von Fettsäuren an der Zusammensetzung von Korklamellen erwiesen zu sein. Daneben kommen auch Oxydationsprodukte aromatischer Stoffe, Phlobaphene, vor, über die später im Zusammenhang mit den Membranfarbstoffen noch gesprochen wird.

Die Hadromalreaktion der Mittellamelle und der Nachweis von Zellulose lassen es angebracht erscheinen, die Verkorkung im Anschluß an die Verholzung zu behandeln — ihre Entstehung stellt sie offenbar auf dieselbe Stufe wie diese —, also als Abbauvorgang des Zellplasmas gewisser hierfür besonders eingerichteter Zellen oder von Zellen, die auf abnormalem Wege — Verwundung — anderen Lebensbedingungen ausgesetzt werden, wobei die Stoffwechseltätigkeit des Plasmas modifiziert wird. Die Korkbildung ist eine Reaktion des Plasmas auf Einflüsse des Luftlebens. Küster[2]) sagt: „Sauerstoff ist jedenfalls bei der großen Mehrzahl der bisher geprüften Objekte für die Wundkorkbildung unentbehrlich."

Das Auftreten von Korkstoff ist ebenso wie die Verholzung, wie erwähnt, zum ersten Male bei den Pteridophyten nachgewiesen.

Nach v. Höhnel[3]) besteht die 2 Nachbarzellen angehörende Korkzellwand aus 5 Lamellen: einer Mittellamelle aus verholzter Zellulose, zwei Lamellen aus Zellulose — die van Wisselingh[3]) für diese Lamelle bestreitet — und Suberin, das als spezifischer Korkstoff betrachtet wird, und zwei Lamellen aus reiner oder meist verholzter Zellulose. Über die Verholzung der Mittellamelle in Korkzellmembranen sagt Schellenberg[4]): „Die Verholzung tritt auf, nachdem die Zelle im Kork meistens ihre definitive Größe erreicht hat. Es gibt aber auch echte Korkzellen, welche zugleich in allen Schichten verholzt sind. ..."

Da die sogenannte „Korkmembran" nur als Abart der gewöhnlichen Phanerogamen-Membran zu betrachten ist, wird nur auf die für sie besonders charakteristischen Stoffe näher eingegangen. Ihre Untersuchung hat mannigfache Befunde zutage gefördert. Eine einheitliche Korkbildungssubstanz, Suberin, wie sie Chevreul[3]) gefunden zu haben glaubt, liegt offenbar nicht vor. Kügler[5]) gewann durch Extraktion einen kristallisierbaren Rückstand, den er Cerin nannte, und einen amorphen,

---

[1]) Tschirch, aus Tunmann, l. c.
[2]) Küster, l. c.
[3]) aus Czapek, l. c.
[4]) Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896.
[5]) Kügler, Über das Suberin. [Diss.] Straßburg 1884.

aus dem er Glyzerin, Stearinsäure und eine neue Fettsäure, Phellonsäure, abgeschieden hat. Neben der kristallinischen Phellonsäure und der amorphen Suberinsäure stellte Gilson[1]) noch eine feinkristallinische Phloionsäure dar. Wie alle diese Komponenten im ungestörten Gewebe angeordnet sind, ob, wie Kügler[2]) meint, als Glyzerinester der Fettsäure, ob als Mischung wenig löslicher, zusammengesetzter Ester (Gilson[1])) oder in anderer Weise, ist noch unentschieden. „Die genannten in Wasser unlöslichen und in Alkohol schwer löslichen Stoffe hindern das leichte Eindringen von Flüssigkeiten in den Kork.“ (Tollens[3]).) Die erwiesene Anwesenheit von Gerbstoffen in der verkorkten Membran ist nichts Merkwürdiges oder Charakteristisches. „Es ist vielmehr eine weitverbreitete, wenn nicht allgemeine Erscheinung, daß Gerbstoffe von den Zellmembranen nicht nur aufgenommen, sondern auch festgehalten, gespeichert werden; sie lassen sich dann durch einfaches Auslaugen nicht wieder aus den Membranen entfernen.“ (Correns[4]).) Anhangsweise wird nach der Besprechung des Korkstoffes im Anschluß an diese Gerbstoff-Aufnahme über Farbstoffaufnahme in Membranen gesprochen werden.

Für den physikalischen Zustand der Korksubstanz in den Membranen ist das optische Verhalten der verkorkten Membranen und der ihnen nahestehenden Kutikula bezeichnend. „Verkorkte Membranen und die Kutikula sind stark doppelbrechend, und die optischen Achsen sind hier umgekehrt orientiert wie bei reinen Zellulosehäuten. Ambronn hat gezeigt, daß die Doppelbrechung verkorkter Membranen beim Erwärmen auf 100° C vollständig verschwindet, bei Erkalten aber wieder zurückkehrt, während das optische Verhalten der angrenzenden Zellulosehäute unverändert bleibt. Daraus darf man schließen, daß in der verkorkten Membran eine Substanz in kristallinischer Form mit gleichförmiger Orientierung der kleinsten Teilchen vorhanden ist, daß sie bei Siedehitze schmilzt, dabei optisch neutral wird und beim Erkalten wieder in derselben Form wie früher auskristallisiert. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man dieses Verhalten auf eine fett- oder wachsartige Substanz bezieht.“ (Molisch[5]).)

Regelmäßig kommt im normalen Leben der meisten Phanerogamen Korkbildung in den Periderm- oder Korkzellen vor. „Die jungen Korkzellen haben meist tafelförmige Gestalt. Sie schließen interzellularfrei zusammen und sind mit sekundären Membranschichten versehen. Die Wände der fertigen Korkzellen erscheinen meist braun gefärbt; sie bleiben entweder verhältnismäßig dünn oder sie werden mehr oder weniger stark, unter Umständen ein-

---

[1]) aus Czapek, l. c.
[2]) Kügler, Über das Superin. [Diss.] Straßburg 1884.
[3]) Tollens, l. c.
[4]) Correns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894.
[5]) Molisch, l. c.

seitig verdickt. Sehr stark verdickter Kork wird als Steinkork bezeichnet." (Strasburger[1].) Verkorkt sind die Seitenwände der Endodermis, die von der inneren Rindenschicht der Stengel und Wurzeln ausgebildet werden kann. Korkmembranen treten ferner bei Sekretbehältern, besonders bei Behältern ätherischer Öle auf und sind hier wohl eine Folgeerscheinung der außergewöhnlichen Verhältnisse, in denen der Chemismus der Zellen sich dauernd befindet. In Wechselwirkung schließen die Korkmembranen dann das übrige Gewebe von den Sekretstoffen ab. „Wundkork kommt nicht nur an denjenigen Stellen zustande, an welchen irgendwelche mechanische Insulte die Integrität eines Organes zerstört haben, sondern auch dort, wo oberflächlich gelegene Teile eines Organes abgestorben oder inmitten des lebenden Gewebes nekrotische Herde entstanden sind." (Küster[2].) Dabei ist es gleichgültig für die Ausbildung des Korkes, ob der Reiz von Blitzspuren, Frostspuren, Parasitenfraß oder von spontan abgestorbenen Zellgruppen ausgeht. Alle Agentien führen jedenfalls eine Anomalie im Chemismus bestimmter Zellen herbei. Nach Küster[2]) ist diese Reaktion mit Kork auf bestimmte Reize in den Zellen der verschiedensten Organe: Wurzeln, Knollen, Rhizome, oberirdische Achsen, Blätter, Blütenteile und Früchte nachzuweisen. Mit ihr verbunden ist meist sogenannte Metakutinisierung, d. h. „Verholzung von Zellwänden, die sich mit gleichzeitiger Auflagerung von Korklamellen kombiniert". (Küster[2].) „Der Kork hat im Leben der Pflanze eine wichtige Aufgabe zu erfüllen, er ist unter anderem ein ausgezeichnetes Schutzmittel gegen allzu starke Transpiration.[4]) Das nähere, tiefere Verständnis dieser physiologischen Leistung datiert aber erst seit jenem Augenblicke, da es gelungen war, mikrochemisch in einer bestimmten Lamelle der Korkzellwand fettartige Körper festzustellen, die die Membran für Wasser und andere Stoffe schwer durchlässig machen. Dasselbe gilt auch von der Kutikula, die eine ähnliche chemische Zusammensetzung hat, wie die Korklamelle." (Molisch[3].)

Im Kork speziell treten Farbstoffe auf, die von Fett leicht aufgenommen werden, ebenso gibt es in Holzmembranen Holzstoffe, die lebhafte Gelb-, Rot-, Braun- und Braunviolettfärbungen zeigen. Unstreitig stammen die meisten davon — es handelt sich um Benzolderivate, heterozyklische Stoffe und Alkaloide — aus dem Abbaustoffwechsel des Plasmas sowie der Selbstauflösung, die bei zunehmender Verholzung eintritt. Dabei scheint es sich in den verholzten Membranen gewöhnlich nur um Einlagerungen bzw. Adsorption der Pigmente zu handeln, nicht um chemische Bindung durch andere Mem-

[1]) Strasburger, Lehrbuch.
[2]) Küster, l. c.
[3]) Molisch, l. c.
[4]) Korkisolation gegen supramaximale Temperatur. [Diels, Über Wurzelkork bei Pflanzen stark erwärmter Böden. (Flora N. F. 1918. Stahl-Festschrift.)] Anm. nicht bei Molisch.

branstoffe. Bekannte Holzfarbstoffe sind das an sich farblose Haematoxylin — aus dem Kernholz von *Haematoxylon Campechearum* —, das durch Oxydation in das Haematein, den charakteristischen Farbstoff des Blauholzes, übergeht, und Brasilin — aus *Caesalpinia echinata* (Fernambukholz) u. *C. Sappan* —, das durch Oxydation in das gefärbte Brasilein übergeht. Hiermit nicht zu verwechseln sind die oben schon erwähnten Phlobaphene, die offenbar ursprünglich im Zellsaft auftreten und dann häufig von verholzten Membranen imbibiert werden. Sie stellen augenscheinlich Oxydationsprodukte von Gerbstoffen dar. So stammt Chinarot aus der Chinagerbsäure, Eichenrot aus der Eichengerbsäure usw.

Schon bei niederen Pflanzen sind Membranfarbstoffe nachgewiesen, aber noch nicht genügend aufgeklärt. Sie sollen im Zusammenhang hiermit erörtert werden. Besonders charakteristisch sind bei Algen das Gloeocapsin, das in Fadenalgen, besonders bei *Gloeocapsa*, rote und blaue Färbungen hervorruft, und das Scytonemin bei *Scytonema* und *Schizosiphon* und andere. Inkrustierende Farbstoffe gibt es bei Pilzen sehr zahlreich, z. B. die Thelephorsäure. Über die Bedeutung der Flechtenfarbstoffe ist viel gestritten worden. Der Zweckstandpunkt — z. B. von Stahl vertreten — behauptet, daß es sich um Schutzmittel gegen Tierfraß handelt.[3]) Nach W. Zopf[1]) werden die sogenannten Flechtenfarbstoffe oder Flechtensäuren manchmal als Kriställchen, gewöhnlich aber als Körnchen oder Stäbchen an der Hyphenoberfläche, z. B. von *Coniocybe furfuracea* abgeschieden. Über einen in den Membranen von *Sphagnum* auftretenden Farbstoff schreibt Molisch[2]): „Manche *Sphagnum*-Arten werden bei starker Besonnung namentlich an den Spitzen intensiv rot. Die Ursache davon ist ein roter Farbstoff, der in den Membranen, hauptsächlich der schmalen Chlorophyllzellen der Blätter, seinen Sitz hat . . . .“[4]) Der Zweckstandpunkt sieht in der chemischen Reaktion auf die besonders starke Belichtung einen Selbstschutz der Pflanze. Viel wichtiger ist, daß offenbar durch die Vermehrung der chemisch wirksamen Energie, die mit stärkerer Besonnung verknüpft ist, im Chemismus weniger „geschützter“ Zellen Veränderungen vor sich gehen, die als Anomalien zu werten sind und die zu gefärbten Ausscheidungen führen, daß also ein Stoffwechselvorgang mit einem nachweisbaren Endprodukt vorliegt.

Alle Epidermiszellen, auch die Haare und die Schließzellen bis in die Atemhöhle überkleiden ihre periphere Membran mit einem dünnen Häutchen, der Kutikula. Eine Ausnahme machen die der Wurzel. Die Resistenz der Kutikula ist größer als die der verkorkten Lamelle, ja sie ist gegen langdauernde Fäulnis

---

[1]) aus Czapek, l. c.
[2]) Molisch, l. c.
[3]) vgl. Heikertinger, Biol. Centralbl. 1914.
[4]) Wohl zu unterscheiden von den im Zellsaft gelösten Anthocyanen.

widerstandsfähig. Für die Membranen der Sekretzellen, die oben als verkorkt bezeichnet wurden, findet man auch die Angabe, daß sie kutinisiert sind. Ebenso haben die Pollenkörner und Sporen eine kutinisierte Exine, die aber noch einer näheren Untersuchung bedarf. Früher wurde an der stofflichen Gleichheit von Suberinlamelle und Kutikula nicht gezweifelt. Cutin stellt aber offenbar ein anderes Stoffgemisch dar als Suberin, z. B. fehlt ihm die Phellonsäure, die Anwesenheit von Zellulose ist auch nicht zweifelsfrei festgestellt. Wisselingh[1]) glaubt ein Gemenge schmelzbarer Fette und unschmelzbarer seifenähnlicher Substanzen isoliert zu haben. Oft ist ein Übergang im Chemismus von der Kutikula über die sogenannten Kutikularschichten zur darunterliegenden Zelluloseschicht nachweisbar. Die Kutikularschichten zeigen die Cutineigenschaften, nur etwas schwächer. Sie sind nach v. Höhnel[1]) mit Cutin durchsetzte Zelluloselamellen.

Für die Entstehung der Kutikula, die Czapek[2]) als ein „noch nicht gelöstes Problem" bezeichnet, gibt es zwei Möglichkeiten: Umbildung der Zelluloselamellen der Epidermis zu Cutin oder Auflagerung von Stoffen, die vom Plasma ausgeschieden und durch die Zelluloselamellen hindurchfiltriert werden. „Daß es sich um fettartige Substanzen handelt, würde keinen Gegengrund gegen die zweite Eventualität abgeben, da wir wissen, daß selbst fette Öle in wasserdurchtränktem Zustande zu passieren vermögen." (Czapek[2]).) Eine annehmbare Kombination beider Möglichkeiten scheint in der bei Strasburger[3]) erwähnten Erklärung gegeben zu sein, daß die Kutikula durch Cutin-Verstärkung der im Wachsen befindlichen und dadurch gedehnten primären Wände der peripheren Zellen entsteht. Wie bei der Korkbildung führt offenbar die Beeinflussung des Stoffwechsels, besonders die Steigerung der Zirkulation unter besonderen Transpirations-Bedingungen des Luftlebens, zu wachsartigen Stoffausscheidungen im Plasma, die ihrer eigenartigen Konsistenz nach durch die Membran hindurch gewissermaßen ausgeschwitzt werden und an der Oberfläche erstarren.

Vom Zweckstandpunkte aus könnte man ungefähr folgendes sagen: „Da eine genaue Regulierung der Wasserabgabe an der Oberfläche der Haut nötig ist und diese Regulierung bei einer uneingeschränkten Oberflächenverdunstung nicht möglich wäre, schafft die Pflanze neben besonderen regulatorischen Zellsystemen, deren Funktion der Gas- und Wasserdampfaustritt ist, bei den Epidermiszellen Membranen, die eine zu starke Wasserabgabe verhindern. So entsteht die Kutikula, die je nach den Bedürfnissen der Pflanze, also je nachdem sie mehr oder weniger an der Wasserverdunstung beteiligt sein darf, dünner oder dicker ausfällt: bei

[1]) aus Czapek, l. c.
[2]) Czapek, l. c.
[3]) Strasburger, Lehrbuch.

den xerophilen Pflanzen z. B. besonders dick ist, weil die Pflanze bei geringer Menge des Bodenwassers mit der Zellflüssigkeit sparsam sein muß. Diese verschiedene Ausgestaltung der Membran ist selbst bei Individuen derselben Art als Anpassung an trockene bzw. feuchte Standorte anzutreffen, trotzdem die Pflanze sich schon durch Verminderung oder Vermehrung der Spaltöffnungen, der eigentlichen Regulationsorgane, gegen ungünstige Einflüsse eines zu trockenen oder zu feuchten Standortes sichert."

Das heißt also, daß der Wassergehalt der Atmosphäre die imbibierte Zellulosemembran und damit das darunter liegende Plasma zu selbstregulatorischer Ausbildung einer Kutikulaverstärkung reizt. Und von hier ist der Weg nicht weit zu der Annahme, daß auch der erste Impuls zur Anlage einer Kutikula von dem im allgemeinen geringen Wassergehalt der Atmosphäre in der Hauptvegetationszeit ausging und das Plasma zu Reaktionen veranlaßte, die seiner Konstitution entsprechen.

Daß die Ausbildung von Kutikulabildungen auf Epidermiszellen durch äußere Agentien beeinflußbar sind, zeigen unter anderen die Beobachtungen von Tittmann, nach denen *Agave americana, Aloe ligulata* und *Aloe sulcata* nach Abtragung der Kutikula zur Neubildung schreiten, die im feuchten Raum schwächer ausfällt als unter normalen Verhältnissen. (Nach Küster[1].) Ebenso ist es auch sonst bekannt, daß die Kutikulabildung durch erhöhte Luftfeuchtigkeit, durch stärkere Belichtung, die auch veränderte Transpirationsverhältnisse zur Folge hat, ebenso durch Salzgehalt des Bodens beeinflußt wird.

Eng an die Cutinbildung schließen sich die Wachsausscheidungen an, die als gehäufte Überzüge, einfache Körnchenüberzüge, Stäbchenüberzüge oder Krusten die periphere Membran vieler Pflanzenorgane, vor allem der Blätter, Stengel und Früchte weiß oder weißgrau überziehen und als sogenannter „Reif" an Pflaumen, Weinbeeren und Kohlblättern bekannt sind. Nach Wiesner[2]) bestehen die Wachsüberzüge in der Hauptsache aus Glyzeriden. Daneben sind freie Fettsäuren, wachsartige und andere Körper nachweisbar. „Alle diese Wachsmassen treten in der Membran auf und werden aus dieser auf der Kutikula ausgeschieden." (Molisch[3]).) Sie werden nach Entfernung ebenso wie die Kutikula regeneriert und scheinen überhaupt chemisch nicht gebundene Einlagerungen der meisten kutinisierten Membranlamellen und zugleich mit den Kutikulastoffen vom Plasma abgeschieden zu sein. Es ist wohl anzunehmen, daß die Fettbildung auf der Membran nicht nur auf regressive Plasmavorgänge, sondern auch auf Aufbau aus Kohlenhydraten zurückzuführen, also als Überproduktion aufzufassen ist.

Sogenannte gehäufte Überzüge treten bei *Ricinus communis* und auf der Blattunterseite von *Abies pectinata* in Körnchenform

---

[1]) Küster, l. c.
[2]) aus Czapek, l. c.
[3]) Molisch, l. c.

auf, als Stäbchen auf den Blättern von *Eucalyptus globulus*, *Secale cereale* usw. Einfache Körnchenüberzüge haben die erwachsenen *Tulipa-*, *Echeveria-*, Rot- und Weißkohlblätter, Stäbchenüberzüge die Blätter von *Musa* sp., Stengel von *Saccharum officinarum* u. a. Krusten zeigen verschiedene Dicke: so sind die am Laub von *Thuja-* und *Sempervivum*-Arten ca. 1 μ, auf Blättern von *Corypha cerifera* 15—19 μ, bei *Euphorbia canariensis* bis 70 μ und endlich am Stamm von *Ceroxylon andicola* und *Klopstockia* bis 5 mm dick.

Die bei den *Chamaedorea-* und *Kerria*-Arten zu beobachtenden Wachsauflagerungen enthalten Kieselsäure beigemischt. Derartige anorganische Auf- bzw. Einlagerungen der Membranen gibt es in den verschiedensten Familien. Schüppchen auf den Blattepidermen von *Saxifraga*-Arten und Plumbagineen enthalten neben Kieselsäure Kalk-, Magnesia- und Natronsalze. Auf den Membranen einiger Wüstenpflanzen, z. B. *Tamarix*-Arten und bei *Statice* tritt Kalkkarbonat auf. Ebenso sind Kieselsäure sowohl wie Kalkkarbonat als Membraneinlagerungen zu finden.

Kalkkarbonat bildet vor allem die Trauben der Cystolithen von Moraceen, Acanthaceen, Cucurbitaceen und anderer und durchsetzt Haarmembranen von Cucurbitaceen, Cruciferen und Boragineen. Kieselsäure als mineralische Einlagerung der Membranen ist sehr verbreitet, wenn sie auch nicht in solchen Mengen auftritt, daß sie wie bei den Diatomeen, den widerstandsfähigen Hauptbestandteil der Membran bildet. Bei Gramineen und Cyperaceen tritt Verkieselung der Außenmembranen, bei Blättern vieler Gehölze: *Ulmus campestris, Celtis australis, Ficus Sycomorus* usw. nicht nur der Außen-, sondern auch der Seitenwände auf. Oft sind auch Trichome verkieselt. Bekannt sind die Brennhaare von *Urtica, Laportea* und *Loasa*; Haberlandt[1]) hat bei *Urtica dioica* u. A. *urens* festgestellt, daß der Fuß des Brennhaares bis zum Bulbus verkalkt, die Wandung des Köpfchens verkieselt ist. In den Cystolithen wird ebenfalls neben Kalkkarbonat häufig besonders in den Stielen Kieselsäure abgelagert. Bei *Ficus Sycomoris* besteht nach Angabe von Kohl[2]) der Kopf des Cystolithen ganz aus Kieselsäure. Nach Czapek ist die Membranverkieselung bei vielen Blättern auf die Epidermis beschränkt, bei anderen erstreckt sie sich auch auf die Gefäßbündel neben der Epidermis, bei vielen daneben auch auf das Mesophyll.

Die anorganischen Beimengungen der Membranen werden als Aschengehalt bezeichnet. „Während sich der Aschengehalt jugendlicher Membranen nicht sehr vom Aschengehalt lebenden Protoplasmas entfernen dürfte, lagern die Zellhäute, wenn sie älter werden, häufig erhebliche Mengen von Mineralstoffen ein ...“ (Czapek.)

Diese Beobachtung im Verein mit dem Auftreten der Mineralstoffe vor allem an den Zellmembranen der Gewebe, die dem

[1]) Haberlandt, G., Phys. Pflanzenanatomie. 1896.
[2]) aus Czapek, S. 5.

Stoffwechsel dienen, lehrt, daß es sich um Ausscheidungsprodukte des Stoffwechsels handelt. Das Vorkommen bei bestimmten Familien besonders weist auch darauf hin, daß bestimmte Lebensbedingungen — äußerer oder innerplasmatischer Natur — für das Auftreten der Salze im Stoffwechsel verantwortlich zu machen sind. Es ist damit dem Plasma nicht etwa die Fähigkeit zur „Stoffauswahl"[1]) abgesprochen. Die Salze spielen im normalen Leben der Pflanze sicher eine noch nicht völlig erkannte Rolle, wie ja auch das plötzliche Auftreten starker Verkalkungen an Stellen zeigt, die sonst nicht so reichlich mit Kalk bedacht sind, wie im Wundholz mancher Hölzer: *Ulmus campestris, Sorbus torminalis, Fagus silvatica* usw. Czapek[2]) sagt geradezu: „Wenn Mineralstoffe der Zellhaut gleichmäßig eingelagert sind, wird es sich wohl meist um Produkte des regressiven Stoffwechsels handeln." Er vermutet auch, daß es sich bei größeren Kristallbildungen, wie sie in den Cystolithen vorliegen, um Umwandlungsprodukte aus organischen Salzen handelt, z. B. Bildung von kohlensaurem Kalk aus Kalziumpektat. Ladenburg[2]), der die Analogien von Si- und C-Verbindungen aufdeckte, vermutete, daß im Leben der Pflanzen Kieselsäureverbindungen eine Rolle spielen, die von ähnlicher Konstitution wie die Kohlenstoffverbindungen sind. Im weiteren Verfolg dieser unbewiesenen Annahme könnten die Kieselsäureabscheidungen in der Membran als Abbaustoffe dieser in einen bestimmten lebenden Chemismus gehörigen Kieselsäureverbindungen aufgefaßt werden.

Aus allem über den Aufbau und die chemische Zusammensetzung der Membranen in den einzelnen Zweigen des Pflanzenstammbaumes Gesagten lassen sich eng umschriebene Typen stofflicher Natur nicht herausschälen, wohl aber ergeben sich längere oder kürzere Reihen, die einem entwicklungsgeschichtlichen Typ eingeordnet werden können: z. B. die Bakterien-Cyanophyceen-Rotalgen-Eumyceten-Reihe, in der die Milieuänderung und damit der Einfluß völlig anderer den Stoffwechsel bestimmender Agentien bei den Rotalgen eine Umstimmung im lebenden Chemismus herbeigeführt hat, die einerseits nicht so irreparabel war, daß nicht die Chitin-Tendenz bei den Eumycetes wieder auftreten konnte, die andererseits beweist, daß der Chemismus aller Pflanzen vor allem auf die Abscheidung von Zellulose oder ihr nahestehenden Stoffen eingestellt ist, wie die Hauptreihe in immer steigender Vollendung zeigt. Feinere Untersuchungsmethoden werden in Nebenzweigen mit Zellulosecharakter die feinere Differenzierung nachweisen können, die sich aus den inneren Differenzen, besonders im Stoffwechsel, mit Notwendigkeit ergeben.

---

[1]) Im Sinne chemischer Affinität.

[2]) Czapek, S. 5.

Die Membran ist als Produkt interzellularer Ernährungsverhältnisse unter Mitbestimmung äußerer Bedingungen aufzufassen. Räumt man der Membran ein Recht ein, bei der Aufstellung und Revision des Systems mitzuwirken, so kann das nur unter der Voraussetzung gelten, daß diese Bedeutung für den Entwicklungsgedanken im Grunde den entsprechenden Stoffwechselvorgängen und dadurch nur mittelbar den Membranverhältnissen, einem äußeren Ausdruck dieser Stoffwechselvorgänge, eigen ist. Dementsprechend gilt auch im Hinblick auf die Vererbbarkeit [1]), daß vermutlich spezifische Stoffwechselvorgänge vererbbar sind und mit ihnen, also erst in zweiter Reihe, alles, was sich von ihnen ableitet.

---

[1]) vgl. Haenicke, K., Ztschr. f. Bot. Jahrg. 8. 1916, betr. künstl. Erzeugung erbl. Abänderungen bei Schimmelpilzen.

# Über den Wert des Ostwaldschen Farbenatlasses bei Blattfarbbestimmungen und Vorschläge zu dessen Ausbau.

Von

Dr. **Kurt Westermeier**, Landwirtschaftslehrer.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

Als in den letzten Kriegsjahren das Erscheinen eines neuen Farbenatlasses bekannt wurde, knüpfte ich daran große Hoffnungen, da mir zur Bestimmung der Blattgrünfarbe bei verschiedenen Weizensorten, die ich für eine Arbeit „Über den Einfluß des Blattgrüns auf verschiedene Weizensorten" notwendig brauchte, nur sehr unvollkommene, französische Farbtafeln zur Verfügung standen. Die Zahl der Grünfarben dieser Tafeln war so gering, daß man die Weizenblätter nur in sehr große Gruppen hätte einteilen können, was jedoch zu gar keinem Ergebnis hätte führen können, wenigstens nicht zu den Ergebnissen, die ich dem Ostwaldschen Farbenatlas zu verdanken habe.

Dieser Atlas ist auf folgender Grundlage aufgebaut[1]):

1. Unbunte Farben. Diese sind die grauen mit den Endpunkten Weiß und Schwarz. Alle grauen Farben bestehen aus bestimmten Anteilen Weiß und Schwarz in bestimmtem Verhältnis.
2. Bunte Farben. Die bunten Farben sind Gelb, Rot, Blau, Grün usw. Enthalten sie nur diese, so heißen sie Vollfarben. Die Farben der Körper sind aber niemals reine Vollfarben, sondern enthalten neben Vollfarbe immer Weiß und Schwarz in verschiedenen Anteilen.

Die Vollfarben sind durch ihren Farbton verschieden. Was man mit dem Namen Gelb, Rot, Blau usw. bezeichnet, ist der Farbton. Die Farbtöne bilden eine in sich zurücklaufende, stetige Reihe, den Farbtonkreis. Er wird durch die 4 Farbtöne Gelb, Rot, Blau und Grün dargestellt. Durch den Übergang von Gelb zu Rot entsteht neben vielen feinen Farbschattierungen, wo

[1]) Ostwald, W., Die Farbnormen. (Unesma G. m. b. H. Leipzig.)

zuerst Gelb, dann immer mehr Rot überwiegt, um endlich im Farbton Rot zu enden, die Farbe Kreß(orange), zwischen Rot und Ultramarinblau Violett, zwischen Ultramarinblau und Seegrün Eisblau (grünlich Blau) und zwischen Seegrün und Gelb Laubgrün (gelbgrün). Dadurch ist dann der Farbtonkreis wieder geschlossen. Wir besitzen dann 8 Farbtöne, und zwar Gelb, Kreß, Rot, Violett, Ultramarinblau, Eisblau, Seegrün, Laubgrün (Gelb). Wie ich schon betont habe, sind in diesem Farbtonkreis noch sehr viele feinere Farbübergänge enthalten als nur Kreß, Violett, Eisblau und Laubgrün. Um diese nicht gänzlich zu verlieren und weil die Sprünge von einem Farbton zu dem andern zu groß wären, teilt Ostwald das Segment des Farbtonkreises, welches für je 1 Farbton in Betracht kommt, in 3 Stufen, so daß dann der Farbtonkreis in 24 „Normen" eingeteilt erscheint, und zwar Gelb I, II, III, Kreß I, II, III usw.

Andererseits sind im Farbkreis zufolge des Zehner-Prinzipes 100 Punkte unterschieden worden. Verteilen wir unsere Normen regelmäßig auf den Kreis, so erhält man folgende Übersicht:

| | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Gelb . . . . . . . . | 00 | 04 | 08 |
| Kreß . . . . . . . . | 13 | 17 | 21 |
| Rot . . . . . . . . | 25 | 29 | 33 |
| Violett . . . . . . . | 38 | 42 | 46 |
| Ultramarinblau. . . . | 50 | 54 | 58 |
| Eisblau . . . . . . . | 63 | 67 | 71 |
| Seegrün . . . . . . . | 75 | 79 | 83 |
| Laubgrün . . . . . . | 88 | 92 | 96 |

So hat z. B. das 2. Rot die Farbtonnummer 29, das 3. Eisblau 71 usw.

Jede bunte Farbe hat außerdem noch einen bestimmten Gehalt an Weiß und Schwarz, der je nach der Anzahl von Teilen Weiß und Schwarz mit den Buchstaben von a—p bezeichnet ist. Der Weißgehalt nimmt von a—p ab, dagegen der Schwarzgehalt zu. So ist z. B. 96 ca. der Farbton 96 mit vielen Anteilen Weiß und ohne Schwarz, 96 01 hat dagegen wenig Weiß und viel Schwarz.

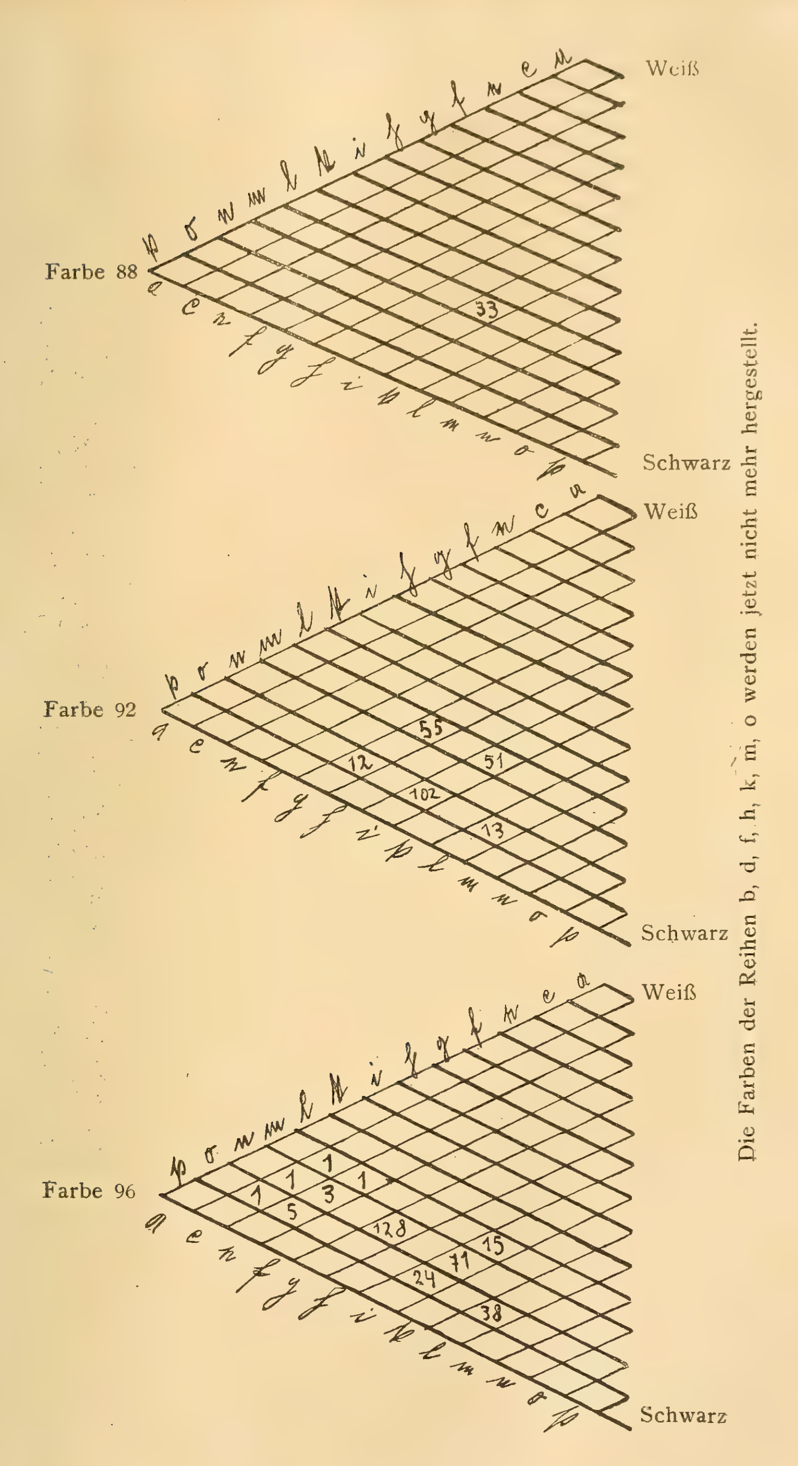
Auf diese Weise sondert Ostwald noch aus jedem einzelnen Farbton 28 „Abkömmlinge" aus. Da von Laubgrün 3 Farbtöne vorhanden sind, und zwar 88, 92, 96, und jeder aus 28 Abkömmlingen besteht, so hatte ich für meine Zwecke 84 verschiedene Abstufungen von Grün zur Verfügung. Es ist klar, daß bei einer derart weitgehenden Aufspaltung der Farbe Laubgrün die Wahrscheinlichkeit, zu Ergebnissen zu kommen, eine bedeutend größere war, als wenn man nur 8—10 Farbstufen zur Verfügung hat. Es wäre mir bei meinen in der Zeitung für Pflanzenzüchtung Heft März-April 1921 veröffentlichten Unter-

suchungen über die Wirkung der Blattgrünfarbe unserer Weizensorten sowohl auf die Pflanze als auch auf das Korn nie möglich gewesen, zu den gewonnenen Ergebnissen zu kommen, wenn mir nicht der Ostwaldsche Farbenatlas zur Verfügung gestanden hätte; und daß selbst diese große Zergliederung der Farben durch Ostwald für meine Zwecke noch nicht vollkommen erschöpfend war, konnte ich im Laufe meiner Arbeiten zur Bestimmung der Blattgrünfarbe beobachten.

Ich arbeite seit 1919 mit dem Farbenatlas und habe bisher ungefähr 600 Blattgrünbestimmungen gemacht, zum größten Teil an Weizenblättern. Die Bestimmung wurde anfangs in der Art durchgeführt, daß eine Anzahl von Blättern gepflückt und dann in einem Zimmer durch Vergleich mit den einzelnen Karten der Farbtafeln, die einen bestimmten Farbton und Schattierung darstellten, festgelegt wurde. Auf diese Weise bestimmte ich die Farbe der verschiedenen Weizenblätter. Diese Art der Arbeit war jedoch eine äußerst unhandliche, der ich dadurch abhalf, daß ich mir aus steifem Papier einen Rahmen schnitt, über dessen Spalte ich in der Art von Leitersprossen 1 cm breite Streifen der verschiedenen Farbschattierungen eines Farbtones klebte.

Um sich leichter ein Bild von der Farbtonleiter zu machen, stellt man sich am besten eine gewöhnliche Leiter vor. Die oberste und unterste Sprosse sowie die 2 langen Seiten bilden den Rahmen, die Sprossen sind die Farbschattierungen. Legt man diese Leiter nun auf ein Weizenblatt, so sieht zwischen den Sprossen überall das Blatt durch und kann man auf diese Weise leicht die Farbe des Blattes und die der Leitersprossen vergleichen. Diese Art der Farbtonleitern sah ich beim Verlag Unesma, aber mit dem Unterschied, daß dort jede Sprosse einen Farbton darstellt, während bei mir alle Sprossen zu einem Farbton gehören, jede einzelne Sprosse somit eine Schattierung desselben (Abkömmling) ist. Diese Art von Einfarbtonleitern hat mehrere Vorteile. Zunächst kann man sie stets in der Tasche mit sich tragen, da sie nur die Größe 18×3 cm hat. Ferner kann durch Unterlegen des Blattes der Länge nach leicht gesehen werden, ob der Farbton des Blattes auf der Leiter vorhanden ist, und 3., welche Schattierung das Blatt bei der passenden „Einfarbtonleiter" hat. Es ist also ein bedeutend schnelleres und bequemeres Arbeiten möglich, als mit den großen und unhandlichen Farbtafeln des Atlasses.

Der Nachteil dieser Art Bestimmung liegt freilich darin, daß man die Farben gelegentlich dem starken Sonnenlicht aussetzt, wodurch sie bei ihrer zum Teil großen Lichtempfindlichkeit verändert werden können. Um dies möglichst zu verhindern, arbeitete ich stets so, daß mir die Sonne im Rücken steht, also mein eigener Schatten auf die Farbleiter fällt. Dadurch ist sicher eine längere Dauer der Farben gewährleistet, doch wäre es gut, immer eine 2. Farbleiter zur Nachprüfung der im Gebrauche stehenden zu haben. Eine solche ist aber begreiflicherweise deshalb von großer




Die Farben der Reihen b, d, f, h, k, m, o werden jetzt nicht mehr hergestellt.

Wichtigkeit, weil man sonst im Laufe der Jahre sich verschiebende Farbbilder einer und derselben Sorte bekommt, da der Maßstab für die Farbe sich verändert.

Bei den Blattgrünbestimmungen fand ich ,,Laubgrün" I, II und III, d. s. 88, 92 und 96 (s. Fig. 1). Am wenigsten häufig fand ich bei ungefähr 500 Messungen den Farbton 88, am stärksten vertreten war der Farbton 96, und zwar 88 nur 31mal, 92 dagegen 220mal und 96 248mal. Fig. 1 gibt dieses Verhältnis ungefähr wieder. Die Zahlen gaben an, wie oft die einzelnen Farbschattierungen bei den Untersuchungen festgestellt wurden. Die Buchstaben p—a stellen den Weiß-, die von a—p den Schwarzgehalt des entsprechenden Farbtones vor. Man kann auf diese Art leicht bestimmen, wie viele Teile Weiß und Schwarz neben dem Farbton durch ein Kästchen versinnbildlicht werden. Die Tafel zeigt, wie häufig die einzelnen Farbschattierungen bei den Farbtönen 88, 92 und 96 vorgekommen sind. Bei 88 kommt nur die Schattierung mit, und zwar 33mal vor,

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| bei 92: | mg 55mal, | og 12mal, | | | | |
| | mi 51mal, | oi 102mal, | | | | |
| | | ol 13mal, | | | | |
| bei 96: | nc 1mal, | mc 1mal, | oc 1mal, | | | |
| | ne 3 ,, | me 1 ,, | oe 5 ,, | | | |
| | ng 128 ,, | mi 15 ,, | oi 24 ,, | | | |
| | ni 71 ,, | | ol 38 ,, | vor. | | |

Aus Fig. 1 ersieht man, daß die Blattgrünfarben bei den dunkelsten Schattierungen der Farbtöne liegen, und zwar am meisten um mg, mi, ng, ni, oi und ol. Leider fehlen hier gerade sehr die Nummern mf, mh, mk, nf, nh, nk, of, oh, ok und wäre eine derartige Ergänzung sehr erwünscht.

Im ganzen fand ich bei meinen Untersuchungen 17 verschiedene Blattgrünschattierungen. Die Zahl wäre noch eine ungleich größere, wenn die Farben des Atlasses noch weiter zergliedert wären, und zwar in der Art, daß noch ein Laubgrün 90 und 94 eingeschoben würde. Mehrmals hatte ich bei Bestimmungen das Gefühl, daß ich Blätter mit gerade einem Farbton 90 oder 94, also einem zwischen 2 von Ostwald ausgeführten Farbtönen z. B. 92 und 96, vor mir hatte. Die Ergänzung dieses besonderen Teiles des Atlasses könnte wohl keine zu großen Schwierigkeiten bereiten.

Der erste Hebel für den Ausbau des Atlasses müßte also der sein, daß noch die Farbtöne 90 und 94 eingeführt werden, und daß ferner die Gliederung in die Farbschattierungen noch feiner ausgeführt würde. Innerhalb der nach den Farbtonnummern mg, mi, oi usw. gruppierten Weizenblättern fand ich noch ziemlich große Farbunterschiede dem Dunkelheitsgrade nach. Meine Untersuchungen über den Einfluß des Chlorophylls zeigte mir, daß auch die geringste Farbverschiedenheit von Einfluß ist. Diese verschiedenen Helligkeitsstufen innerhalb eines Farbtones

müßte daher festgestellt werden können. 1919 tat ich dies und nur durch Nebeneinanderlegen der Blätter und Ordnung von Hell zu Dunkel. Das geht, wenn man die Versuche nur 1 Jahr lang macht. Wenn sie aber über 2 Jahre und mehr durchgeführt werden, fehlen die absoluten Vergleichszahlen. Ich kann wohl jedes Jahr feststellen, ob die Blattgrünfarbe zu 88, 92 oder 96 gehört, ob zu ni, mi, ng usw. nicht, aber an welche Stelle innerhalb der Farbschattierung, z. B. „mi", die bis „ml" einen gewissen Farbabstand freiläßt. Diese toten Räume zwischen den durch die Farbtonnummern festgelegten Farbschattierungen mußte ich auszufüllen trachten, und geschah dies mit Hilfe der Ostwaldschen Grauleiter. Diese ist eine Farbleiter von Weiß über die verschiedenen Grade von Grau zu Schwarz. Diese Grauleiter benützte ich nun in der Art, daß ich das unter die Grauleiter gelegte Blatt durch ein grünes Glas beobachtete. Ein grünes Glas wählte ich deshalb, damit mir die grauen Leitersprossen und das Blatt möglichst in derselben Farbe erscheinen, und ich auf diese Art den Dunkelheitsgrad leichter ablesen kann.

Dieses Verfahren hat noch verschiedene Schwächen. Die eine ist die, daß bei einem allgemeineren Arbeiten in dieser Art die von verschiedenen Forschern benützte Glasplatte erst genau festgelegt werden müßte. Ich habe bei meinen Untersuchungen ein Glas benützt, wie es bei den Signallaternen der Eisenbahn üblich ist. Bei einer allgemeineren Benützung meines Verfahrens müßte man aber mit einem für diese Zwecke genau gefärbten Glas arbeiten, um die Ergebnisse der Blattgrünuntersuchungen allgemein verwendbar und vergleichbar zu machen.

Der weiteste Spielraum, innerhalb dessen die Grauleiter Verwendung fand, war von der Graustufe 06—35. Dieser Teil müßte nun ganz genau ausgeführt werden, z. B. 06, 07, 08, 09 usw. bis zu 36, denn auch die Grauleiter in ihrer jetzigen Verfassung ließ noch zu viel tote Räume übrig, wo nur das subjektive Urteil sprechen konnte. Die Grauleiter wurde bei der Arbeit genau in der gleichen Art wie die Farbleiter benützt, und vor dem direkten Sonnenlicht geschützt.

Der Zweck, den die Grauleiter zu erfüllen hätte, wäre der, daß sie die toten Räume zwischen den Farbtonnummern noch zu verkleinern hätte, so daß auf diese Art jede für das menschliche Auge wahrnehmbare Farbschattierung, die durch die farbig dargestellten Schattierungen der Kärtchen- und Farbleitersprossen nicht gemessen werden kann, festgehalten wird.

Über die Art, in der meine Beobachtungen gemacht wurden, habe ich schon weiter oben gesprochen. Kurz möchte ich noch einige Erfahrungen mitteilen, die ich gemacht habe. Eine Untersuchung ging dahin, festzustellen, wie weit die genaue Bestimmung des Farbtones und der Schattierung durch verschiedene Beleuchtung beeinflußt wird. Zu diesem Zwecke bestimmte ich die Farbe des Blattes 1. im Freien mit der Sonne im Rücken, 2. im zerstreuten Licht einer offenen Veranda und 3. im gedämpften Licht

eines Zimmers. Diese Untersuchungen machte ich an 36 Blättern mit dem Erfolg, daß nur im Licht der Veranda 2 Fehlbestimmungen vorkamen, die aber ruhig auf die Ermüdung des Auges zurückgeführt werden können, nicht auf die verschiedene Beleuchtung. Ich konnte dagegen beobachten, daß am leichtesten und sichersten die Bestimmung im Freien war. Umgekehrt war dagegen die Bestimmung der feinsten Schattierungen mit der Grauleiter im Zimmer am einfachsten, aber auch hier kamen durch die verschiedene Beleuchtung keine Fehler vor. Die Zahl der Grauleiter war an jedem der oben genannten Beobachtungsorte eine verschiedene, im Vergleich der Blätter untereinander war aber das Verhältnis der Zahlen ein gleiches.

Ein Grund fehlerhafter Bestimmungen wurde schon erwähnt, es ist die Übermüdung des Auges. Da sich das Auge bei den feinen Farbunterschieden zu sehr anstrengen muß, ermüdet es oft schon nach 10 oder sogar weniger Bestimmungen. Dadurch entstehen leicht Fehler, wenn man das Auge nicht ausrasten läßt.

Eine andere Ursache, welche Unklarheit in die Bestimmungen bringt, ist die, daß an ein und demselben Blatt verschiedene Schattierungen, sogar verschiedene Farbtöne auftreten können. So fand ich bei 30 Untersuchungen an Blättern 10 mit verschiedenen Farbtönen. Bei diesen Untersuchungen stellte ich immer die Farbe der Blattspitze, -mitte und des Blattes vor dem Übergang in die Blattscheide fest. Es ergibt sich daraus die Notwendigkeit, bei Feststellung der Farbe eines Blattes darauf zu achten, daß immer die gleiche Stelle gemessen wird, wenn man Vergleiche mit anderen Blättern vornehmen will.

Ebenso ist die Blattfarbe je nach dem Alter des Blattes eine verschiedene. So fand ich bei 12 verschiedenen Weizensorten, daß von ihnen vor dem Schossen 7 Sorten den Farbton 92 hatten, nach dem Schossen aber den von 96 oder 88.

Aus den Ausführungen ist zu ersehen, daß der Wert des Farbenatlasses auf der außerordentlich großen Zahl von Farben beruht, die das Gebiet der Farben mit einem ganzen Netz von festen Punkten beherrschen. Der weitere und noch größere Vorteil ist der, daß auf Grund des konstruktiven Aufbaues des Atlasses die Möglichkeit vorhanden ist, die Maschen des Netzes nach Belieben noch enger zu knüpfen, so daß er wirklich ein vollkommenes Maßsystem auf dem Gebiete der Farbe darstellt.

---



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 2a.



Fig. 3.

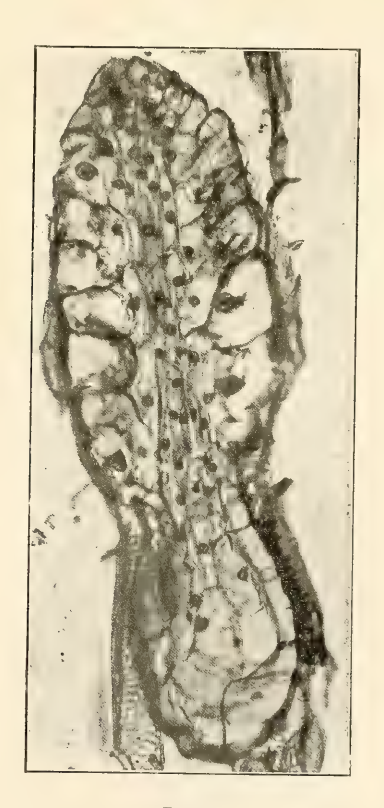


Fig. 4.



Fig. 5.

*Herm. Christoph.*

*Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



Druck von C. Heinrich, Dresden-N.



# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

---

## Original-Arbeiten.

---

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

---

**Band XXXVIII.**

**Erste Abteilung:**

**Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.**

**Heft 3.**

---

1921
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 25. Oktober 1921.

# Inhalt.

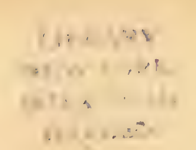


---


Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Bamberg, Schützenstraße 22, I., mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.



# Zehnter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese.

## I. Neue Untersuchungen über die Karyokinese bei *Spirogyra*.

## II. Die Methoden für die Untersuchung von Kernen und Kernteilungsfiguren.

## III. Der heutige Stand unsrer Kenntnis der Kerne und der Kernteilung bei *Spirogyra*.

Von

**C. van Wisselingh.**

(Mit 103 Abbildungen im Text.)

Zu wiederholten Malen habe ich bei *Spirogyra* die Karyokinese studiert. Die höchst merkwürdige Struktur ihres Nukleolus und die Verschiedenheiten, welche die Karyokinese bei *Spirogyra* zeigt, haben bei mir das Interesse für die Untersuchung des Kernes und der Kernteilung bei genannter Pflanze in hohem Maße erregt. Nach meiner 1. Untersuchung über diesen Gegenstand 1898 (II) hatte ich mich denn auch entschlossen, demselben auch weiterhin meine Aufmerksamkeit zu schenken, und womöglich meine Untersuchungen über mehr *Spirogyra*-Arten auszudehnen. 1900 publizierte ich die Resultate einer Untersuchung zweier dicker Arten aus der Umgegend von Steenwyk (IV). Einige Arten aus der Umgegend von Groningen, die ich später untersuchte, boten zu wenig neue Gesichtspunkte, um sie allein zu erwähnen. Das war nicht der Fall mit einer Art, die ich aus England von Herrn Bolton in Birmingham empfing, bei welcher die Karyokinese einige wichtige Unterschiede von jener der früher von mir untersuchten Arten zeigt. Dieses gab zu dieser Publikation Veranlassung. Außer der Karyokinese der aus England erhaltenen Art werde ich auch die einer Art aus der Umgegend von Groningen beschreiben. Beide Arten gehören zu den dünneren *Spirogyra*-Arten. Bis jetzt hatte ich nur die Karyokinese einiger dicker Arten beschrieben.

# I. Neue Untersuchungen über die Karyokinese bei *Spirogyra*.

### Methode.

Die angewandte Methode ist dieselbe, die ich schon früher wiederholt befolgt habe. Das lebendige Material wird mit dem Flemmingschen Gemisch fixiert. Das fixierte Material untersucht man, während eine wässerige Chromsäurelösung auflösend einwirkt. Demzufolge werden hintereinander verschiedene Teile des Kerns deutlich wahrnehmbar. Das 1. Mal benutzte ich eine 50 %ige Chromsäurelösung, welche ich unter dem Deckglase zu dem im Wasser liegenden Präparat fließen ließ. Später, besonders bei der Untersuchung kleinerer Kerne, habe ich schwächere Chromsäurelösungen benutzt. Jetzt habe ich meistens eine 25 %ige Lösung angewendet. Oft wurden die Präparate mit Wasser ausgewaschen und die isolierten Kerne mit „Bayers Blau extra grünlich" gefärbt. Im 2. Abschnitt komme ich auf die Chromsäuremethode zurück.

### Material.

Von den 2 Arten, von denen ich die bei der Untersuchung der Karyokinese erhaltenen Resultate mitteilen werde, folgt hier eine kurze Beschreibung:

Von der in der Umgegend von Groningen gefundenen Art waren die Zellen 38—53 μ dick. Die kürzesten waren $1^1/_2$ bis 2 mal so lang. Die Querwände waren einfach. Jede Zelle enthielt ein hellgrünes, ziemlich breites Chromatophor, das in den kürzeren Zellen 3—4 Umgänge machte; die Stärkeherde waren groß. Der Kern war zwischen den Windungen des Chromatophors deutlich wahrnehmbar. Er war kugelförmig und ziemlich groß, 21—26 μ im Durchmesser, und enthielt einen großen Nukleolus. Die kopulierenden Zellen waren leiterförmig verbunden und nicht angeschwollen. Die Zygoten waren oval. Die Merkmale der obenbeschriebenen Art entsprachen am meisten den Beschreibungen von *Spirogyra condensata* (Vauch.) Kütz. Deshalb werde ich sie in der Folge einfachheitshalber *Spirogyra condensata* nennen.

Die Zellen der aus England erhaltenen Art waren meist 43 μ dick und 90—237 μ lang, deshalb ungefähr 2—6 mal so lang als dick; sie besaß eine ziemlich dünne Zellwand und einfache Scheidewände. Sie enthielt 2 dunkelgrüne Chromatophoren mit einem Längsstreifen und sehr regelmäßigem und steilem Verlauf. Der Winkel, den die Chromatophoren mit der Längsachse machten, war mehr als 45°. Der Kern war mehr oder weniger kugelförmig, nicht scheibenförmig und besaß einen großen Nukleolus. Zwischen den Fäden von obenerwähnter Dicke kamen dickere vor, welche 55—60 μ dick waren und nicht nur Kerne mit 1 Nukleolus, sondern auch solche mit 2 und 3 Nukleolen enthielten. Diese Nukleolen waren gewöhnlich von sehr verschiedener Größe. Es

gelang mir nicht, Zygoten zu bekommen. Die Merkmale dieser Art stimmen am meisten mit denen von *Spirogyra dubia* Kütz. überein. Bequemlichkeitshalber werde ich sie in der Folge *Spirogyra dubia* nennen.

### Spirogyra condensata.

#### Der ruhende Kern.

Von der Kernwandung und dem Kerngerüst habe ich keine wichtigen Mitteilungen zu machen. Das Kerngerüst zeigt dieselbe Struktur wie bei anderen Spirogyren; es ist nämlich netzförmig; die Knotenpunkte sind etwas verdickt und miteinander durch feine Fädchen verbunden. Der Nukleolus ist äußerlich dem von anderen Spirogyren ähnlich. Er stellt einen kompakten, kugelförmigen, scharf begrenzten Körper dar. Wie bei anderen Spirogyren, hat er wahrscheinlich eine Membran. Nach Behandlung mit Chromsäurelösung und Färbung mit Bayers Blau extra grünlich kann man bei 2000 maliger Vergrößerung einige Einzelheiten seiner Struktur beobachten. Es zeigt sich

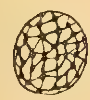


Fig. 1.
*Spirogyra condensata.*
Nukleolus aus einem ruhenden Kern mit Netz- oder Fadenwerk.



Fig. 2.
*Spirogyra condensata.*
Reste des Netz- oder Fadenwerkes aus dem Nukleolus des ruhenden Kerns nach Behandlung mit Chromsäure.

dann, daß der Nukleolus kein homogener Körper ist (Fig. 1); in Chromsäurelösung löst er sich nicht allmählich auf, ohne daß etwas Besonderes wahrnehmbar wird, sondern er läßt, wenn die Chromsäure nicht zu lange eingewirkt hat, ein Netz- oder Fadenwerk zurück, in dem man dickere Teile und feine Fädchen unterscheiden kann. Wenn die Chromsäure etwas länger einwirkt, fällt das Netzwerk durch Auflösung der feineren Teile auseinander. Als Reste findet man dann nach Färbung mit Bayers Blau extra grünlich perlenschnurförmige Fädchen und Körner, die manchmal noch durch feine Fädchen miteinander verbunden sind (Fig. 2). Zwischen dem Fadenwerk oder Netzwerk befindet sich eine Substanz, die sich in der Chromsäurelösung auflöst.

#### Prophase.

Während der Prophase erfährt das Kerngerüst eine Modifikation, welche darin besteht, daß sich Fäden bilden, welche mehr oder weniger Perlenschnüren ähnlich sind. Der Nukleolus erhält eine unregelmäßige Gestalt und löst sich, ein paar kleine Körperchen ausgenommen, ganz auf. Was ich bei dem Nukleolus beobachtet habe, werde ich in Einzelheiten mitteilen:

Bei der Untersuchung der Anfangsstadien der Karyokinese kann man im Nukleolus oft 2 perlenschnurähnliche Fäden (Fig. 3, 4, 5 und 7) und bisweilen auch mehrere derartige Stücke unterscheiden (Fig. 6 und 8). Zwischen den Fäden und um dieselben beobachtet man bisweilen noch ein feines Netzwerk (Fig. 3). Manchmal kann man nach Behandeln mit Chromsäure und Färben feststellen, daß die Fäden und auch verschiedene Teile desselben Fadens durch feine Verbindungen zusammenhängen (Fig. 4). Die Bilder, die man bekommt, sind auch von der Dauer der Chromsäureeinwirkung abhängig. Je länger die Chromsäure einwirkt, desto mehr lösen sich die feinen Verbindungen auf und gehen die perlenschnurähnlichen Fäden auseinander. Hat die Chromsäure nicht sehr lange eingewirkt, so sind die durch Bayers Blau dunkelblau gefärbten Fäden von einer hellblauen Substanz



Fig. 3.
*Spirogyra condensata.*
Nukleolus. Chromsäure nicht lange eingewirkt. Zwei Fäden sichtbar.



Fig. 4.
*Spirogyra condensata.*
Zwei Fäden aus einem Nukleolus isoliert, durch feine Verbindungen noch verbunden.

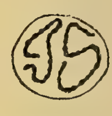


Fig. 5.
*Spirogyra condensata.*
Durch Chromsäure modifizierte Nukleolus mit zwei Fäden.



Fig. 6.
*Spirogyra condensata.*
Durch Chromsäure modifizierte Nukleolus mit mehreren Fadenstücken.



Fig. 7.
*Spirogyra condensata.*
Zwei Fäden aus einem Nukleolus isoliert.



Fig. 8.
*Spirogyra condensata.*
Mehrere Fadenstücke aus einem Nukleolus isoliert.

umgeben, die einen noch unaufgelösten Rest der Nukleolussubstanz, in welcher die Fäden liegen, darstellt (Fig. 5 und Fig. 6). Wirkt die Chromsäure länger ein, so löst diese Substanz sich ganz auf, und wenn dann auch die feinen Verbindungen sich auflösen, bleiben nur perlenschnurähnliche Fäden zurück (Fig. 7 und Fig. 8). In mehr fortgeschrittenen karyokinetischen Zuständen treten die feinen Verbindungen zurück; sie ziehen sich ein. Man kann sie oft, auch wenn die Chromsäure nicht lange eingewirkt hat, nicht mehr beobachten.

Bemerkenswert ist es, daß es in sehr vielen Fällen gelingt, 2 lange, perlenschnurähnliche Fäden aus dem Nukleolus abzusondern. Manchmal beobachtet man aber mehrere derartige Fadenstücke. Es ist nicht wahrscheinlich, daß die Chromsäure die langen Fäden in Stücke zerlegt; im allgemeinen entspricht das erhaltene Resultat gewiß den Einzelheiten, die in Wirklich-

keit im Nukleolus vorliegen. 1. beobachtet man manchmal mehrere Fadenstücke im Nukleolus bei Präparaten, auf welche die Chromsäure nicht sehr lange eingewirkt hat. 2. muß man folgendes beachten: Vergleicht man die Fäden des Nukleolus von *Spirogyra* z. B. mit den Chromosomen aus den Kernen des Embryosackwandbeleges von *Fritillaria imperialis*, so findet man einen analogen Fall. Bei *Fritillaria imperialis* kann man Zustände finden, wobei einige Chromosomen aus zusammenhängenden Stücken bestehen (Fig. 9), die sich noch hätten zusammenfügen müssen (Fig. 10) [van Wisselingh, III, p. 168]. Die ver-

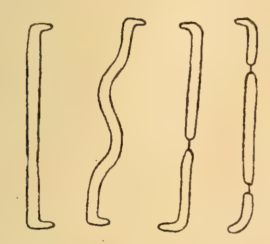


Fig. 9.
*Fritillaria imperialis.*
**Chromosomen, zwei aus zusammenhängenden Teilen bestehend.**



Fig. 10.
*Fritillaria imperialis.*
**Die Querstriche zeigen die Stellen an, wo die verschiedenen Teile sich zusammengefügt haben.**

schiedenen Stücke gehören offenbar zusammen. Bei späteren karyokinetischen Zuständen kommen manchmal Chromosomen vor, welche an den Stellen, wo verschiedene Stücke sich zusammengefügt haben, noch Querstriche zeigen. Sehr wahrscheinlich gehören auch bei *Spirogyra condensata* verschiedene Fadenstücke aus dem Nukleolus zusammen. Diese Vermutung wird bestätigt durch die Untersuchung von weiter fortgeschrittenen karyokinetischen Zuständen, bei denen im Kerngerüst perlenschnurähnliche Fäden nachweisbar sind und der Nukleolus eine unregelmäßige Gestalt zeigt. In dem Nukleolus fand ich bei derartigen Zuständen immer 2 Fäden (Fig. 11), die dicker und kürzer waren, als die perlenschnurähnlichen Fäden in den vorhergehenden Zuständen. Sie sind nicht mehr Perlenschnüren ähnlich, weil keine dickeren oder kompakteren Teile mit dünneren oder lockeren abwechseln.



Fig. 11.
*Spirogyra condensata.*
**Fäden aus einem Nukleolus isoliert.**

## Metaphase.

In der Metaphase ist rings um den Kern die Kernspindel zur Entwicklung gekommen, hat sich die Kernwand aufgelöst, hat das Kerngerüst die Kernplatte (Fig. 12 und Fig. 13) gebildet und ist vom Nukleolus nichts anderes übrig geblieben, als 2 kleine, kurze, fadenförmige Körperchen, welche ich Nukleolusfädchen nennen werde. Diese kleinen, fadenförmigen Körperchen sind die Reste der großen Nukleolusfäden, welche sich in der Prophase

aus dem Faden- oder Netzwerk des Nukleolus gebildet haben. Die Kernplatte ist eine mehr oder weniger runde Scheibe, deren Durchmesser 2—3 mal so lang als dick ist. Die Kernplatte besteht hauptsächlich aus einer Anzahl kurzer Fäden (Chromosomen), welche sie senkrecht zu der äquatorialen Ebene durchziehen.



Fig. 12.
*Spirogyra condensata.*
Kernplatte.



Fig. 13.
*Spirogyra condensata.*
Umgefallene Kernplatte.

Demzufolge scheint die Kernplatte quer gestreift. Diese kurzen Fäden sind miteinander verbunden, denn sie bleiben zusammen, wenn man mittels Chromsäure die Kernplatte isoliert. Die beiden Nukleolusfädchen, die ich früher widerstandsleistende Fädchen genannt habe, weil sie der Chromsäureeinwirkung länger Widerstand leisten, als die anderen Teile der Kernplatte, befinden sich gewöhnlich am Rande der Kernplatte, bisweilen auch eins oder beide in einiger Entfernung vom Rande oder in der Mitte. Wenn die Präparate nach Behandlung mit Chromsäure mit Bayers Blau gefärbt sind, kann man bei der umgefallenen Kernplatte die beiden obenerwähnten Körperchen deutlich unterscheiden. Die Kernplatte selbst zeigt eine Anzahl stärker blau gefärbter Punkte, welche den quer durch die Kernplatte laufenden Fäden entsprechen. Diese Punkte sind kleiner als die Körperchen aus dem Nukleolus und auch weniger tingiert als diese.

### Anaphase.

Die Kernplatte teilt sich in die beiden Kernplattenhälften. Wie bei anderen Spirogyren, erfahren die länglichen Elemente in der Kernplatte dabei dem Anscheine nach eine Querspaltung.



Fig. 14.
*Spirogyra condensata.*
Umgefallene Kernplatte.



Fig. 15.
*Spirogyra condensata.*
Noch miteinander verbundene Kernplattenhälften.

Ich fand bisweilen Zustände, bei welchen die blauen Punkte, welche die umgefallene Kernplatte zeigt, Doppelpunkte zu sein schienen (Fig. 14). Eine derartige Erscheinung kann sowohl durch eine Längsspaltung als durch eine Querspaltung der Kernplattenelemente hervorgerufen werden. Wenn man nämlich die Kernplatte in einer etwas schiefen Stellung beobachtet, können

quergespaltene Elemente sich auch wie Doppelpunkte zeigen. Die beiden Nukleolusfädchen erfahren eine Längsspaltung. Ihre Spalthälften sind oft an einem Ende noch miteinander verbunden, wenn die Kernplattenhälften schon einigermaßen auseinandergewichen sind (Fig. 15). Sie können ziemlich lange 1 oder 2 Verbindungen zwischen den Kernplattenhälften darstellen. Sie werden dabei stark ausgedehnt. Mit dem einen Ende sind sie miteinander und mit dem anderen mit einer Kernplattenhälfte verbunden. Man kann dies sehr deutlich wahrnehmen, wenn man die Kernplattenhälften isoliert, indem man Cytoplasma und Kernspindel mittels Chromsäure auflöst. Wenn die Kernplatten-

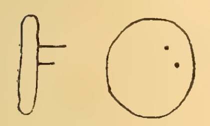


Fig. 16.
*Spirogyra condensata.*
Kernplattenhälften, die eine umgefallen.

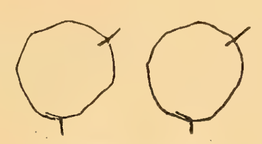


Fig. 17.
*Spirogyra condensata.*
Kernplattenhälften.

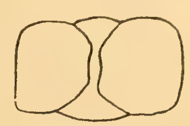


Fig. 18.
*Spirogyra condensata.*
Noch miteinander verbundene umgefallene Kernplattenhälften.

hälften einander ganz losgelassen haben, ziehen die Spalthälften der Nukleolusfädchen sich auf die Kernplattenhälften zurück (Fig. 16 und Fig. 17).

Wie die Kernplatte, sind auch die Kernplattenhälften nicht immer genau rund. Man kann solches leicht feststellen, sobald die Kernplattenhälften nach der Isolierung mittels Chromsäure umfallen (Fig. 17 und Fig. 18).

## Telophase.

Wenn die Kernplattenhälften auseinanderweichen, werden sie anfangs kleiner und kompakter. Während ihrer Entwicklung zu Tochterkernen erhalten sie eine Wand. Es ist schwer, genau festzustellen, wenn diese Wand entsteht. Sie wachsen und bekommen eine lockere, anscheinend gröbere Struktur. Danach kann man Nukleolensubstanz und Kerngerüst voneinander unterscheiden. Die Nukleolensubstanz bildet bald in der Mitte eine unregelmäßige Masse, die allmählich mehr kugelförmig wird.

Interessant ist es, zu verfolgen, wie in den Tochterkernen aus dieser Masse und den beiden Spaltungshälften der Nukleolusfädchen der Nukleolus entsteht. Die Spaltungshälften der Nukleolusfädchen wachsen, werden kurze, dicke, gebogene Körperchen (Fig. 19) und nähern sich der zentralen Masse, mit welcher sie in Berührung kommen



Fig. 19.
*Spirogyra condensata.*
Tochterkerne nach Behandlung mit Chromsäure. Die zentrale Nukleolusmasse, die zwei Körperchen, die sich zu Nukleolusfäden entwickeln und Reste des Kerngerüstes.

(Fig. 20) und sich vereinigen (Fig. 21). Darauf entwickeln sie sich in der zentralen Masse zu einem Netz- oder Fadenwerk (Fig. 22 und Fig. 23), wie es in dem ruhenden Kern vorkommt. Oft kann man beobachten, daß ein Teil derselben sich schon zu einem Netzwerk umgebildet hat, während ein




Fig. 20.
*Spirogyra condensata.*
Tochterkerne.




Fig. 21.
*Spirogyra condensata.*
Nukleolen aus Tochterkernen.

anderer Teil noch einen Anhang der zentralen Masse oder des Nukleolus darstellt (Fig. 24). Manchmal beobachtet man 2 Anhänge. Der Nukleolus hat oft zeitweilig eine eigentümliche Form (Fig. 23 und Fig. 24). Später ist er kugelförmig. Wegen




Fig. 22.
*Spirogyra condensata.*
Nukleolen aus Tochterkernen.




Fig. 23.
*Spirogyra condensata.*
Nukleolen aus Tochterkernen.




Fig. 24.
*Spirogyra condensata.*
Nukleolen aus Tochterkernen.

der großen Übereinstimmung mit anderen Spirogyren darf man auch bei *Spirogyra condensata* annehmen, daß der Nukleolus eine Wand bekommt.

Die Bildung und das Verhalten der Kernspindel und die Scheidewandbildung bei *Spirogyra condensata* veranlassen mich nicht zu einer Erwähnung von Einzelheiten. Die genannten Prozesse stimmen mit denen anderer von mir untersuchten Spirogyren der Hauptsache nach überein.

## Zusammenfassung.

Aus dem Obenerwähnten geht hervor, daß die Beobachtungen des Kerns und der Karyokinese bei *Spirogyra condensata* sehr große Übereinstimmung mit denjenigen zeigen, die ich früher bei 2 dicken Spirogyren, *Spirogyra crassa* (II, p. 218 ff.) und *Sp. triformis* (IV, p. 367 ff.), gemacht habe. Das Wichtigste und Charakteristische ist folgendes: Der Nukleolus hat eine ebenso zusammengesetzte Struktur, wie ich sie früher bei den beiden obengenannten Spezies beobachtet habe. Aus dem Nukleolus kommen 2 Fäden, deren Verhalten man während der ganzen Karyokinese verfolgen kann. In der Metaphase erfahren sie eine Längsspaltung. Man muß ihnen dieselbe Individualität zuerkennen, wie den Chromosomen. Ebenso wie man den Nukleolus von *Spiro-*

*gyra* als einen kleinen Kern, der in einem größeren liegt, betrachten kann, kann man die Fäden aus dem Nukleolus mit Chromosomen gleichstellen. Aus dem Kerngerüst entsteht die Kernplatte, die aus einer Anzahl von querlaufenden, miteinander verbundenen Fäden (Chromosomen) und den beiden Fädchen aus dem Nukleolus besteht. Letztere befinden sich oft am Rande, selten in der Mitte.

## Spirogyra dubia.

### Der ruhende Kern.

Bezüglich der Kernwand und des Kerngerüstes habe ich nichts Besonderes zu erwähnen. Das Kerngerüst ist dem von *Sp. condensata* ähnlich. Der Nukleolus (Fig. 25) stimmt äußerlich mit dem anderer Spirogyren überein. Er stellt einen kompakten, runden, scharf begrenzten Körper dar. Wie bei anderen Spirogyren, hat er wahrscheinlich eine Wand. Nach nicht zu langer Behandlung mit Chromsäurelösung läßt er ein Faden- oder Netzwerk zurück. Beobachtet man dieses nach Färbung mit Bayers Blau extra grünlich, so kann man in demselben kurze Fäden und Körner, die durch feine Fädchen verbunden sind, unterscheiden. Wirkt die Chromsäure länger ein, so werden die feinen Verbindungen gelöst und fällt das Netz- oder Fadenwerk auseinander. Nach Färbung mit Bayers Blau nimmt man dann Stückchen von Fäden und Körner wahr, die manchmal noch durch feine Fädchen miteinander verbunden sind. Zwischen dem Faden- oder Netzwerk befindet sich im Nukleolus eine Substanz, welche sich in der Chromsäurelösung auflöst.



Fig. 25.
*Spirogyra dubia.*
Nukleolus aus einem ruhenden Kern mit Netz-oderFadenwerk.

### Prophase.

Die ersten Veränderungen, die der Kern beim Anfang der Karyokinese zeigt, sind eine Streckung in der Richtung der Längsachse der Zelle, die Bildung perlenschnurähnlicher Fäden im

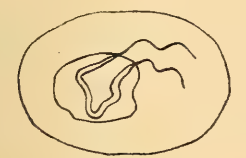


Fig. 26.
*Spirogyra dubia.*
Prophase. Kern mit einem Nukleolus unregelmäßiger Gestalt mit frei kommendem Fadenstücke.



Fig. 27.
*Spirogyra dubia.*
Prophase. Faden aus einem Nukleolus mittels Chromsäure isoliert.

Kerngerüst und eine Umformung des Nukleolus. Die Veränderungen, welche der Nukleolus erfährt, sind sehr wichtig. Ich werde sie in Einzelheiten mitteilen. Der Nukleolus bekommt eine unregelmäßige Gestalt, und aus seiner kompakten Masse drängen sich Stücke von Fäden hervor (Fig. 26). Diese Erscheinungen

fallen wahrscheinlich zusammen mit dem Verlust seiner Wand. Wenn man Chromsäurelösung einwirken läßt, kann man die Veränderungen des Nukleolus deutlich wahrnehmen, denn das Cytoplasma, die Kernwand und das Kerngerüst lösen sich dann auf und danach auch die Nukleolussubstanz, in welcher der Faden oder die Fäden sich noch teilweise befinden, die man zuletzt allein zurückbehält (Fig. 27).

In einigen Fällen konnte ich feststellen, daß nur ein langer Faden vorhanden war, dessen beide Enden aus der formlosen Masse hervorragten (Fig. 26). Der Teil, der sich noch in der Masse befand, war manchmal dicker als die beiden anderen Teile. In anderen Fällen sah ich mehr als 2 Stücke von Fäden aus der Masse hervorragen und ließ der Nukleolus in Chromsäurelösung mehrere kürzere Fäden zurück. In noch anderen Fällen beobachtete ich solche Fäden auch im Kern in einiger Entfernung vom Nukleolus (Fig. 28). Durch ihre im Vergleich zu der des Kerngerüstes größere Widerstandsfähigkeit Chromsäure gegenüber konnte die Identität dieser Fäden mit denen, welche mit der zentralen Masse zusammenhingen, nachgewiesen werden. Die Anzahl der Fäden, die ich beobachtete und mittels Chromsäure isolierte, war sehr verschieden. Die Anzahl war größer, je nachdem sie selbst kleiner waren. Manchmal sah ich z. B. ungefähr 7 Fäden forttreiben, von denen einige am Ende durch feine Verbindungen miteinander zusammenhingen. In anderen Fällen konnte ich aus dem Kern und der Nukleolusmasse selbst mehr als 10 fadenförmige, Chromsäure gegenüber resistentere Körperchen absondern.

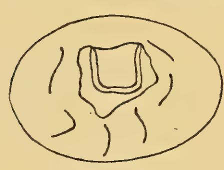


Fig. 28.
*Spirogyra dubia.*
Prophase. Kern mit einem Nukleolus unregelmäßiger Gestalt und mehreren freien Fadenstücken.

Wenn man die verschiedenen obenbeschriebenen Zustände miteinander vergleicht, kommt man zum Schluß, daß das Faden- oder Netzwerk im Nukleolus nur einen langen Faden bildet, der sich in mehr als 10 Stücke teilt. Ob diese Stücke während der Karyokinese sich ganz voneinander lösen, oder durch dünne, unsichtbare Fäden verbunden bleiben, welche der Chromsäureeinwirkung nicht lange Widerstand leisten, habe ich nicht feststellen können. Letzteres finde ich wahrscheinlicher, weil ich, wie oben erwähnt, manchmal beobachten konnte, daß einige Fadenstücke an den Enden durch dünne Fädchen miteinander verbunden waren.

## Metaphase.

Wenn die Kernspindel sich entwickelt und die Kernwand sich aufgelöst hat, zieht das Kerngerüst sich in der Äquatorialebene zusammen. Die Nukleolussubstanz, die im Zentrum des Kernes eine unregelmäßige Masse bildet, löst sich allmählich auf. Die Nukleolusfädchen, die kleinen fadenförmigen Körperchen, welche aus dem Nukleolus hervorgekommen sind und sich durch größere Widerstandsfähigkeit der Chromsäure gegenüber

unterscheiden, sind in dem zusammengezogenen Kerngerüst verbreitet. Die Kernplatte entsteht dann auf folgende Weise: Das Kerngerüst erfährt eine derartige Modifikation, daß ein mehr oder weniger zylindrischer Körper gebildet wird (Fig. 29). Dieser Körper ist ungefähr ebenso lang wie dick und zeigt Längsstreifung. Die Kernplatte ist aus ziemlich dicken Fäden zusammengesetzt, welche in der Richtung der Längsachse laufen und miteinander durch dünnere Teile verbunden sind. Die Zahl der Fäden habe ich nicht feststellen können. Die Nukleolusfädchen finden sich in der Äquatorialebene der Kernplatte gelagert. Wenn man die Kernplatte in ihrem natürlichen Stand beobachtet, stellen die Fädchen eine Reihe von Pünktchen dar. Sie sind gleichmäßig in der Äquatorialebene der Kernplatte verbreitet, was man feststellen kann, wenn die Kernplatte nach der Auflösung des Zytoplasmas und der Kernspindel mittels Chromsäure umfällt (Fig. 30). Wenn die auflösende Einwirkung der Chromsäure weitergeht, kommen die Fädchen los und zeigen Brownsche Bewegung. Es ist schwer, die Zahl dieser kleinen, hin und her gehenden Körperchen mit Gewißheit zu bestimmen. Wenn man, ehe die Körperchen loskommen, die Chromsäure mit Wasser wegwäscht und die Präparate mit Bayers Blau extra grünlich färbt, dann gelingt es manchmal, sehr schöne und lehrreiche Präparate zu erhalten, bei denen man die Zahl genau feststellen kann. Dieses gelang mir bei 3 Kernplatten. Sie betrug 11; 10 Körperchen waren ungefähr gleich groß und 1 ungefähr doppelt so groß wie die anderen (Fig. 30). Gern hätte ich mehr Kernplatten untersucht; ich muß jedoch bemerken, daß die Anfertigung der gefärbten Präparate viel Geduld erfordert und daß in meinem Material verhältnismäßig wenig Teilungen vorkamen.

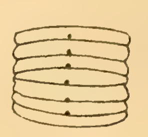


Fig. 29. *Spirogyra dubia.* Metaphase. Kernplatte.



Fig. 30. *Spirogyra dubia.* Metaphase. Kernplatte von der Fläche aus gesehen.

Anaphase.

Wie bei anderen Spirogyren, teilt die Kernplatte sich in 2 Hälften. Die Nukleolusfädchen erfahren dabei eine Längsspaltung. Wenn diese Spaltung angefangen hat, beobachtet man eine Doppelreihe von Pünktchen in der Mitte der Kernplatte (Fig. 31 und Fig. 32). Nach Behandlung mit Chromsäure

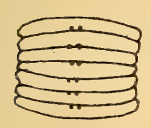


Fig. 31. *Spirogyra dubia.* Anaphase. Anfang der Teilung der Kernplatte.

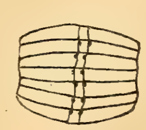


Fig. 32. *Spirogyra dubia.* Anaphase. Anfang der Teilung der Kernplatte.



Fig. 33. *Spirogyra dubia.* Anaphase. Die 11 der Chromsäure resistenteren Körperchen, im Stadium der Längsspaltung, aus der Kernplatte isoliert.

und Färbung mit Bayers Blau extra grünlich gelang es mir, wieder 11 kleine Körperchen nachzuweisen, welche jetzt aus 2 zusammenhängenden, fadenförmigen Hälften bestanden. 10 Körperchen waren wieder ungefähr gleich lang und 1 ungefähr zweimal so lang als die anderen (Fig. 33).

Wenn die Kernplattenhälften auseinanderweichen, nähern sich die dicken Fäden an der Polseite einander ein wenig. Die Kernplattenhälften bleiben anfänglich durch mehrere Stränge miteinander verbunden (Fig. 34). Diese Verbindungen erinnern an die Nukleolusfädchen, welche bei anderen Spirogyren zeit-

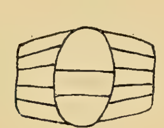


**Fig. 34.**
*Spirogyra dubia.*
**Anaphase. Sich teilende Kernplatte.**

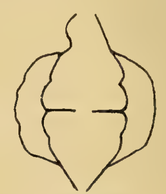


**Fig. 35.**
*Spirogyra dubia.*
**Anaphase. Kernplattenhälften mit Anhängen.**

weilig die Kernplattenhälften verbinden. Je mehr die Kernplattenhälften auseinanderweichen, desto kompakter werden sie. Ihre Gestalt ist einigermaßen flach; am Rande befinden sich Zähne und auch sehr lange Fortsätze, welche nach der Äquatorialebene gerichtet sind (Fig. 35 und Fig. 36). Diese Fortsätze sind



**Fig. 36.**
*Spirogyra dubia.*
**Anaphase. Kernplattenhälften mit Anhängen.**



**Fig. 37.**
*Spirogyra dubia.*
**Anaphase. Kernplattenhälften. Anhänge eingezogen.**

die Reste der Fäden oder Stränge, durch welche die Kernplattenhälften früher verbunden waren, und welche sich allmählich einziehen. Wenn dieses stattgefunden hat, bilden die Kernplattenhälften flache, dicke, gebogene Körper, deren konvexe Seite den Polen und deren konkave Seite der Äquatorialebene zugekehrt ist (Fig. 37).

### Telophase.

Die kompakten Kernplattenhälften entwickeln sich zu Tochterkernen. Sie bekommen eine lockere Struktur. Anfänglich zeigen sie eine feine Struktur; später erscheint dieselbe gröber, was mit dem Erscheinen der Nukleolussubstanz zusammenhängt. Bald bildet diese eine zentrale, formlose Masse und kann man um die-

selbe das Kerngerüst unterscheiden. Die Kerne bekommen wieder eine Wand. Es kann vorkommen, daß dann noch nicht alle langen Fortsätze der Kernplatte eingezogen sind. Ich fand selbst Tochterkerne, die noch ein ziemlich langes, fadenförmiges Anhängsel besaßen (Fig. 38). Die Trennung zwischen der zentralen Masse und dem Kerngerüst wird schärfer, während man überdies im Kern noch einen fadenförmigen Körper beobachten kann, der sich durch größere Widerstandsfähigkeit der Chromsäure gegen-

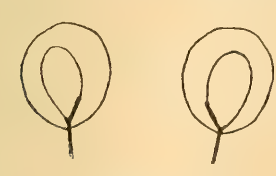


Fig. 38.
*Spirogyra dubia.*
Telophase. Tochterkerne.

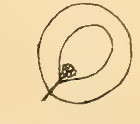



Fig. 39.
*Spirogyra dubia.*
Telophase. Tochterkerne.

über unterscheidet. Dieser Körper vereinigt sich mit der zentralen Masse und bildet mit dieser den Nukleolus. Erst kommt der fadenförmige Körper, der manchmal noch mit einem Ende außerhalb des Kernes hervorragt, mit der zentralen Masse in Berührung (Fig. 38) und darauf vereinigt er sich mit derselben. Er bildet in der zentralen Masse ein Fadenwerk. Dieses geht gewöhnlich von einer (Fig. 39 und Fig. 40), bisweilen von zwei

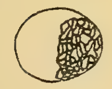



Fig. 40.
*Spirogyra dubia.*
Nukleolen aus den Tochterkernen.

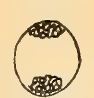



Fig. 41.
*Spirogyra dubia.*
Nukleolen aus den Tochterkernen.




Fig. 42.
*Spirogyra dubia.*
Nukleolen aus den Tochterkernen.

(Fig. 41) oder mehreren Stellen (Fig. 42) aus. Zuletzt hat das Fadenwerk sich durch die ganze Masse verbreitet, die jetzt einen scharf begrenzten, kugelförmigen Körper darstellt, der wie die Nukleolen anderer Spirogyren sehr wahrscheinlich eine Wand bekommt. Die Bildung und das Verhalten der Kernspindel und die Scheidewandbildung geben bei *Spirogyra dubia* ebensowenig Veranlassung zum Erwähnen von Einzelheiten wie bei *Spirogyra condensata*.

## Zusammenfassung.

Vergleicht man die bei *Spirogyra dubia* erhaltenen Resultate mit denen, welche ich bei anderen Spirogyren erhielt, so findet man in mancher Hinsicht Übereinstimmung, aber man kann auch einen wichtigen Unterschied feststellen. Wie bei den anderen von mir untersuchten Spirogyren, beteiligt sich auch bei *Spirogyra dubia* das Kerngerüst an der Bildung der Kernplatte. In

derselben beobachtet man kurze, in der Richtung der Längsachse der Zelle laufende, zusammenhängende Fäden. Wie bei anderen Spirogyren, beteiligt sich aber auch das Fadenwerk aus dem Nukleolus an der Bildung der Kernplatte. Wichtig ist, daß aus diesem Fadenwerk nur 1 langer Faden hervorgeht, im Gegensatz zu anderen Spirogyren, bei denen sich 2 Fäden entwickeln. Der einzige Faden teilt sich bei *Spirogyra dubia* in 11 kurze Fäden, welche sich in die Nukleolusfädchen umwandeln, die in der Medianebene der Kernplatte ihre Stelle bekommen. Wenn die Kernplatte sich in zwei Hälften teilt, erfahren diese 11 Nukleolusfädchen eine Längsspaltung. In jedem Tochterkerne findet man später wieder nur je 1 Faden, welcher sich zu dem Fadenwerk des Nukleolus entwickelt. Man kann mikroskopisch nicht feststellen, auf welche Weise die 11 Fädchen wieder einen Faden bilden. Hier wirft sich die Frage auf, ob sie vielleicht während der Karyokinese durch feine Verbindungen miteinander verbunden bleiben. Beachtenswert ist besonders die große Anzahl der Nukleolusfädchen in der Kernplatte, welche vom Nukleolus herrühren und sich durch größere Widerstandsfähigkeit Chromsäure gegenüber unterscheiden. Bei anderen von mir untersuchten Spirogyren kamen 2 Nukleolusfädchen vor; nur bei *Spirogyra setiformis* betrug deren Zahl mehr als 2. Jetzt wirft sich die Frage auf, ob die Nukleolusfädchen bei *Spirogyra setiformis* mit denen von *Sp. dubia* identisch sind.

## II. Die Methoden für die Untersuchung von Kernen und Kernteilungsfiguren.

Im Zusammenhang mit der Tatsache, daß eine bei der Untersuchung von Kernen von mir angewandte Methode, die ich der Kürze halber die Chromsäuremethode nenne, von einigen Botanikern ungünstig beurteilt worden ist, will ich die verschiedenen Methoden, die man bei der Untersuchung von Kernen benützen kann, miteinander vergleichen und die Art und Weise, auf welche ich bei der Anwendung der Chromsäuremethode verfahre und Folgerungen ziehe, nochmals darlegen, damit eine Methode, die nach meiner vieljährigen Erfahrung für die Untersuchung der Kerne großen Wert hat, nicht allgemein als wertlos betrachtet werde, zufolge einer ungünstigen Beurteilung seitens einiger Forscher, die sie gar nicht oder nur auf eine unrichtige Weise geprüft haben und beim ersten Mißgeschick ihre Versuche einstellten.

Für die Untersuchung von Kernen und Kernteilungsfiguren kommen besonders 3 Methoden in Betracht: 1. Man kann lebendige Objekte einer mikroskopischen Untersuchung unterwerfen; 2. man kann die Objekte mit Fixiermitteln behandeln, in eine geeignete Substanz einschließen, mit Hilfe eines Mikrotoms Serienschnitte anfertigen und dieselben färben; 3. man kann die Objekte mit Fixiermitteln behandeln und mit Hilfe von Lösungen, die auflösend wirken, die Kerne und bestimmte Teile derselben isolieren und, wenn nötig, noch färben.

Die Untersuchung lebendiger Objekte.

Die 1. Methode, die Untersuchung lebendiger Objekte, ist, wenn sie dem Zwecke entspricht, natürlich den anderen vorzuziehen.

Die Untersuchung gefärbter Serienschnitte.

Die Untersucher wollen in der Struktur der Kerne weiter durchdringen, als die Untersuchung der lebendigen Objekte erlaubt. Daher hat man sich nach anderen Mitteln umgesehen und hat die Methode, bei welcher Fixieren, Anfertigen von Serienschnitten und Färben Anwendung finden, einen hohen Aufschwung genommen. Es ist nicht nötig, auf die vielen Entdeckungen hinzuweisen, zu welchen diese Methode geführt hat, und ihren großen Wert für die Untersuchung der Kerne zu beweisen.

Wenn der Untersucher, der über alle Hilfsmittel verfügt, welche diese Methode erfordert, nun meint, daß die Untersuchung der Kerne und der Karyokinese immer zu sicheren Resultaten führt, so irrt er sehr, denn es ist sehr schwer, die feine Struktur der Kerne und die Einzelheiten der so komplizierten Karyokinese festzustellen. Man muß beim Studium dieses Prozesses sehr vollständige Reihen von Zuständen zusammensuchen und kombinieren, um eine richtige Vorstellung zu erzielen, wobei man immer auch berücksichtigen muß, daß die Objekte, welche man unter dem Mikroskop beobachtet, durch die Behandlung mit Fixiermitteln eine Modifikation erfahren haben. Man braucht nur lebendige Objekte mit Kernen, z. B. einen *Spirogyra*-Faden, unter dem Mikroskop zu beobachten, und das Flemmingsche Gemisch zufließen zu lassen, um konstatieren zu können, daß die Kerne plötzlich ein ganz anderes Äußere erhalten, woraus hervorgeht, daß der Tod mit tief eingreifenden Veränderungen verbunden ist. Muß man darum allem, was man beim fixierten Material beobachtet, mißtrauen? Durchaus nicht, denn die merkwürdigen Strukturen beim fixierten Material entsprechen ohne Zweifel in gewissem Maße dem, was im lebendigen Objekt anwesend ist. Ein ernstliches Studium und eine vorsichtige Kombination von lückenlosen Reihen sorgfältiger Beobachtungen, verbunden mit einer ständigen Kritik, können gewiß zu richtigen Resultaten führen. Beim Studium der Karyokinese, zu dem so viel minutiöse Arbeit nötig ist und das so große Geduld erfordert, hat solches aber nicht immer in genügendem Maße stattgefunden.

Die Chromsäuremethode.

Bei der Methode, welche ich an 3. Stelle genannt habe, und die sich gründet auf die Isolierung der Kerne und deren Teile mittels der auflösenden Wirkung von Chemikalien, besonders von Chromsäure, geht man auch von fixiertem Material aus, und muß man deshalb, wie bei der 2. Methode, den Veränderungen, die das Fixieren verursacht, Rechnung tragen. Die Methode ist von einigen Untersuchern für untauglich erklärt worden,

weil ich starke Chromsäurelösungen, von 50, 40 oder 20 %, auf das fixierte Material einwirken ließ. Nachstehend werde ich mitteilen, wie ich bei der Anwendung meiner Methode und beim Ziehen von Schlüssen verfahre:

Durch die Einwirkung des Flemmingschen Gemisches werden besonders das Kerngerüst, und bei *Spirogyra* bestimmte Teile des Nukleolus, gehärtet und dadurch weniger löslich in Chromsäure. Demzufolge werden, wenn man bei *Spirogyra* Chromsäurelösungen auf Protoplasten mit ruhenden Kernen einwirken läßt, das Zytoplasma, die Chromatophosen und die Kernwand aufgelöst, worauf man die Kerne sehr deutlich wahrnehmen kann. Danach wird das Kerngerüst aufgelöst und später auch der Nukleolus, der ein Fadenwerk zurückläßt, das noch lange Widerstand leistet. Während der Einwirkung der Chromsäurelösung kann man bei *Spirogyra* verschiedene Teile des ruhenden Kerns oder der verschiedenen Kernteilungsfiguren nacheinander deutlich unterscheiden und, wo nötig, durch Färben mit Bayers Blau extra grünlich noch deutlicher wahrnehmbar machen. Die Methode hat, besonders was *Spirogyra* anbetrifft, zahlreiche Einzelheiten ans Licht gebracht, welche man früher nicht entdeckt oder sehr undeutlich wahrgenommen und nicht richtig aufgefaßt hatte. Die Einwirkung der Chromsäure muß unter dem Mikroskop fortwährend kontrolliert werden. Die verschiedenen Teile der Protoplasten müssen sich nacheinander allmählich auflösen, ohne zu zerfließen oder sich zusammenzuziehen. Ist das der Fall, dann ist das Material nicht gut fixiert worden. Ich ließ das Flemmingsche Gemisch gewöhnlich während einiger Tage in kleiner Quantität auf das Material einwirken, wo nötig, unter Hinzufügung einer weiteren kleinen Quantität des Flemmingschen Gemisches, bis das Material genug gehärtet war und in der Chromsäurelösung eine allmähliche Auflösung ohne Zerfließung oder Zusammenziehung stattfand. Das Fixieren muß deshalb mit der nötigen Sorgfalt geschehen. Wenn man darauf achtgegeben hat, so gibt es nach meiner Meinung überhaupt kein Bedenken dagegen, für den obenbeschriebenen Zweck bei der Untersuchung eine Chromsäurelösung anzuwenden. Man untersucht doch keine lebendigen Kerne mehr, sondern totes und gehärtetes Material. Plötzliche Veränderungen können deshalb nicht mehr stattfinden, nur eine allmähliche Auflösung, deren Resultat fortwährend unter dem Mikroskop beobachtet wird, findet statt.

Bei anderen Untersuchungen hat man überhaupt kein Bedenken hinsichtlich der Anwendung von Chemikalien, die auflösend wirken. Bei der Untersuchung von Zellwänden werden solche Methoden schon lange mit Erfolg benutzt. Kupferoxydammoniak hat Gilson (I) mit überraschendem Erfolg bei seiner Methode, Zellulose aus der Zellwand aufzulösen und in Form von Sphärieten in den Zellen abzusondern, angewandt. Alkoholische Kalilauge kann man benutzen, um die Korklamelle aus der Korkzellwand aufzulösen (van Wisselingh, I, S. 320 u. f.). Auch Chromsäure ist mit Erfolg angewandt. Von

Höhnel (I, p. 526) benutzte sie, um die Korklamelle aus der Korkzellwand zu isolieren. Die Korklamelle leistet nämlich der Chromsäure länger Widerstand als die übrigen Teile der Korkzellwand. Mit gutem Erfolg wandte ich das Flemmingsche Gemisch und Chromsäure in Kombination bei der Untersuchung des Zellwandringes und der Zellwand von *Oedogonium* an (X). Der Ring und der innere Teil der Zellwand, der aus dem Ringe entsteht, werden durch das Flemmingsche Gemisch auf derartige Weise modifiziert, daß sie Chromsäure gegenüber sehr widerstandsfähig werden, so daß sie ihr noch Widerstand leisten, wenn die übrigen Teile der Zellwand schon aufgelöst sind. Hierdurch war ich imstande, bei *Oedogonium* so weit in die Zellteilung und Zellbildung einzudringen, daß ich bei Pflänzchen, die schon aus mehreren Zellen bestanden, aus anatomischen Details die ganze Entwicklungsgeschichte zusammenstellen konnte.

Wenn die Anwendung von auflösenden Mitteln in vielen Fällen so ausgezeichnete Dienste leistet, warum sollte man dieselben denn auch nicht bei der Untersuchung von Kernen benutzen dürfen? Nicht ein gründliches Argument kann man dagegen anführen.

An einem Beispiel werde ich zeigen, wie ich bei der Anwendung der Chromsäuremethode aus den gemachten Beobachtungen Schlüsse ziehe: Bei der Bestimmung der Chromosomenzahl bei *Oedogonium cyathigerum* (IX) wurden an meine Geduld die größten Anforderungen gestellt. Ich werde jetzt mitteilen, wie ich zu dem Resultat gekommen bin, daß diese Zahl 19 ist.

Wenn man einen *Oedogonium*-Faden unter dem Mikroskop beobachtet, kann man die Kerne nicht unterscheiden, auch nicht bei durch Flemmingsches Gemisch fixiertem Material. Das Chromatophor entzieht sie der Beobachtung. Wenn eine verdünnte Chromsäurelösung auf das fixierte Material einwirkt, werden das Zytoplasma und das Chromatophor allmählich aufgelöst und werden die Kerne und die verschiedenen Kernteilungsfiguren deutlich wahrnehmbar. Der innere Teil der Zellwand und die Scheidewände lösen sich allmählich auch auf, so daß von den Zellwänden nichts anderes als lange und sehr kurze, zylindrische Stücke und Zellwandringe übrig bleiben. Die Kerne bleiben in den zylindrischen Stücken hangen, oder sie gleiten heraus. Man kann sie dann sehr gut beobachten und, wenn sie, während sie herumschwimmen, umkippen, selbst von verschiedenen Seiten aus. Die Kernplatten haben eine unregelmäßige Gestalt. Sie bestehen aus einem Häufchen Chromosomen, die aneinander festsitzen, während die freien Enden in allen Richtungen aus dem Häufchen hervorstehen. Auch wenn die Kernplatten stillliegen, ist es dann unmöglich, die Chromosomenzahl zu bestimmen, oder selbst einigermaßen zu schätzen. Wirkt die Chromsäure länger ein, so lassen die Chromosomen einander los und, wenn sie zuletzt alle voneinander losgekommen sind, kann man versuchen, sie zu zählen.

Es ist sehr schwer, unter dem Mikroskop eine Anzahl kleiner Körperchen zu zählen, die nicht vollkommen stillliegen. Es gelang mir nicht, sie auf gewöhnliche Weise zu zählen. Darum verfuhr

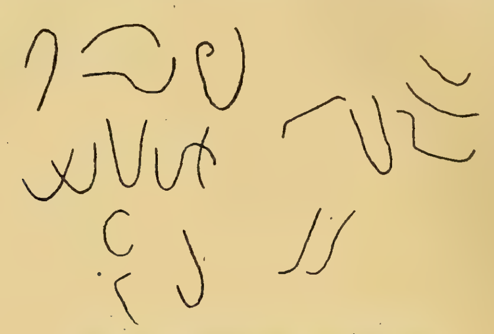


Fig. 43. *Oedogonium cyathigerum.*
**19 Chromosomen mittels Chromsäure aus einer Kernplatte isoliert.**

ich auf eine andere Weise. Die Chromosomen, die sehr verschiedener Länge und auf verschiedene Weise gebogen sind, wurden von

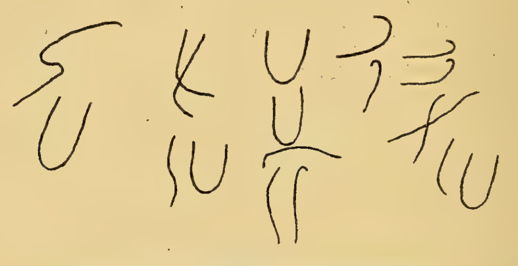


Fig. 44. *Oedogonium cyathigerum.*
**19 Chromosomen mittels Chromsäure aus einer Kernplatte isoliert.**

mir gezeichnet. Wenn ich die Überzeugung erhalten hatte, daß ich alle Chromosomen gezeichnet, keines zweimal gezeichnet



Fig. 45. *Oedogonium cyathigerum.*
**19 Chromosomen mittels Chromsäure aus einer Kernplatte isoliert.**

und auch keines übersehen hatte, bestimmte ich mit Hilfe der Zeichnungen die Chromosomenzahl. Bei dieser Bestimmung kommen allerlei Schwierigkeiten vor. Während gewöhnlich einige

Chromosomen bald frei kommen, bleiben andere manchmal sehr lange miteinander verbunden. Solange noch 3 oder 4 Chromosomen miteinander verbunden sind, bietet sich keine Möglichkeit, mit Sicherheit ihre Anzahl festzustellen, denn einige Chromosomen sind sehr lang und zeigen überdies allerlei Krümmungen. Bald zeigte es sich, daß ich versuchen mußte, alle Chro-

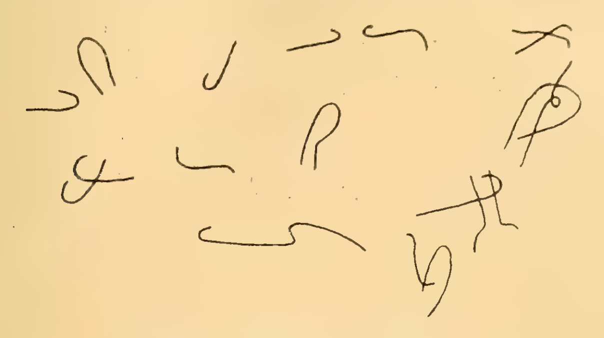


Fig. 46. *Oedogonium cyathigerum.*
19 Chromosomen mittels Chromsäure aus einer Kernplatte isoliert.

mosomen voneinander loszulösen. Wenn einige lange miteinander verbunden bleiben, kann es geschehen, daß man sie, zufolge der auflösenden Wirkung der Chromsäure, nicht deutlich mehr unterscheiden kann, und in diesem Fall muß der Versuch aufgegeben werden. Es genügt nicht, daß die feinen Verbindungen zwischen den Chromosomen aufgelöst werden; die Chromosomen müssen

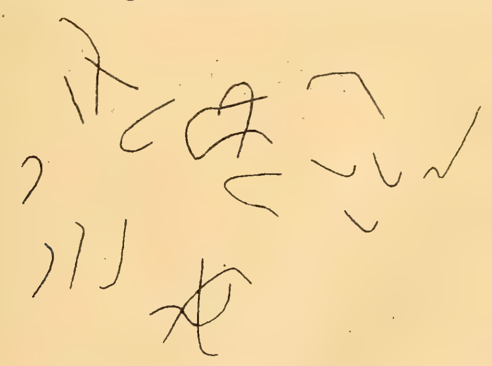


Fig. 47. *Oedogonium cyathigerum.*
19 Chromosomen mittels Chromsäure aus einer Kernplatte isoliert.

auch etwas auseinander gehen und dürfen nicht übereinander liegen bleiben. Deswegen ist es manchmal nötig, eine geringe Bewegung in der Chromsäurelösung hervorzurufen, welche man verursachen kann, indem man mit einem Stückchen Filtrierpapier vorsichtig etwas Flüssigkeit aufsaugt, oder indem man sehr vorsichtig mit einer Mikroskopiziernadel auf dem Deckglase klopft, was unter genauer Beobachtung geschehen muß. Man

muß sicher sein, daß nicht etwa eins der Chromosomen weggeschwommen ist. Findet die ganze Untersuchung nicht mit der größten Sorgfalt und unter fortwährender, scharfer Kontrolle statt, so kann man dem Resultat des Versuches keinen Wert beilegen. Befindet sich in einem *Oedogonium*-Faden mehr als 1 Kernplatte, so kann es geschehen, daß Chromosomen einer naheliegenden Kernplatte heranschwimmen und daß man die Chromosomen der verschiedenen Kernplatten nicht auseinanderhalten kann. Den Versuch muß man dann natürlich aufgeben.

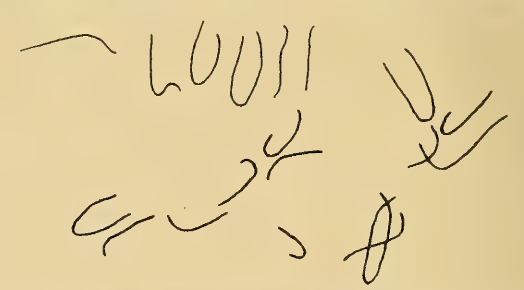


**Fig. 48.** ***Oedogonium cyathigerum.***
**19 Chromosomen mittels Chromsäure aus einer Kernplatte isoliert.**

Bei einer minutiösen Arbeit, wie die Bestimmung der Chromosomenzahl bei *Oedogonium*, wende ich nicht eine 50 %ige, sondern eine viel schwächere, nämlich eine 20 %ige Chromsäurelösung an. Die Versuche dauern dann wohl sehr lange; aber man muß vorsichtig verfahren; überdies ist eine Chromsäurelösung schwächer gefärbt, je nachdem sie mehr verdünnt ist. Dementsprechend sind die Chromosomen um so deutlicher wahrnehm-

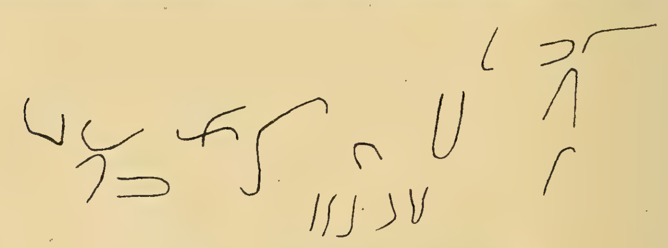


**Fig. 49.** ***Oedogonium cyathigerum.***
**19 Chromosomen mittels Chromsäure aus einer Kernplatte isoliert.**

bar, je mehr die Lösung verdünnt ist. Ein Versuch dauert gewöhnlich einige Stunden; manchmal fing ich morgens um 9 Uhr mit einem Versuch an und war erst abends nach 6 Uhr mit demselben fertig. Während all dieser Zeit wurde in Zwischenräumen von Viertelstunden genau festgestellt, welche Veränderungen sich in dem mikroskopischen Bild zeigten.

Es versteht sich, daß eine große Anzahl Versuche aus dem einen oder anderen Grunde mißlangen, sei es aus einem der obengenannten Gründe, sei es, weil ich wegen anderer Arbeit gezwungen

war, einen Versuch abzubrechen. Ich gab die Versuche aber nicht auf und endlich war ich so weit gekommen, daß ich glaubte, bei einer genügenden Anzahl Kernplatten die Chromosomenzahl mit Sicherheit bestimmt zu haben. In 1 Falle gelang es mir, bei den Kernplattenhälften die Zahl der Chromosomenhälften oder Tochterchromosomen zu bestimmen. Als ich meine Resultate, die ich in Zeichnungen festgelegt hatte, übersah, zeigte es sich, daß ich in 8 Fällen 19 Chromosomen und in 1 Falle 38 Chromo-



Fig. 50. *Oedogonium cyathigerum.*
19 Chromosomen mittels Chromsäure aus einer Kernplatte isoliert.

somenhälften gezeichnet hatte. Auf Grund dieser Beobachtungen nehme ich an, daß bei *Oedogonium cyathigerum* 19 die normale Chromosomenzahl ist.

Die Chromosomen sind von sehr verschiedener Länge. Das eine Chromosom ist wohl 5—6 mal so lang als das andere. Ich habe nicht feststellen können, ob eine bestimmte Zahl langer, mittlerer und kleiner Chromosomen vorhanden ist. Ich bemerke dazu, daß es durchaus nicht leicht ist, über die Länge der Chromo-

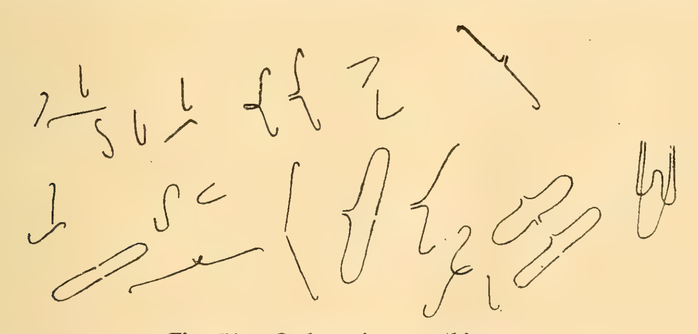


Fig. 51. *Oedogonium cyathigerum.*
38 Chromosomenhälften mittels Chromsäure aus einer sich teilenden Kernplatte isoliert.

somen zu urteilen, weil sie oft auf verschiedene Weise gekrümmt sind und man demzufolge bestimmte Teile verkürzt sieht. Ich verweise jetzt auf meine Zeichnungen, die sich auf die 9 gelungenen Versuche beziehen (Fig. 43 bis einschließlich Fig. 51). Bei einer anderen *Oedogonium*-Spezies, die nicht von mir determiniert worden ist, versuchte ich auch, die Chromosomenzahl zu bestimmen. Ich fand wieder 19 Chromosomen verschiedener Länge. Ich bemerke dazu, daß dieses Resultat sich auf nur 1 Versuch gründet.

Ich habe die Bestimmung der Chromosomenzahl bei *Oedogonium* ausführlich behandelt, um nachzuweisen, wieviel Mühe ich mir oft gegeben habe, um nur eine einzige Frage der Karyokinese beantworten zu können. Die Untersucher, die meine Methode und Folgerungen verwarfen, hätten erst versuchen müssen, sich mit meiner Methode vertraut zu machen.

Was die 2 Fäden im Nukleolus von *Spirogyra* betrifft, deren Anwesenheit Berghs (II, p. 77) bezweifelt, so bemerke ich, daß ich dieselben bei mehreren Spirogyren in der Prophase, Metaphase, Anaphase und Telophase nicht nur in einigen 10, sondern in 100en Fällen beobachtet und aus den karyokinetischen Figuren isoliert habe. Über die Anwendung der Chromsäure bemerke ich, daß Tröndle (III, p. 724) der letzte war, der wegen der Anwendung dieses stark wirkenden Reagenzes ungünstig über meine Methode urteilte. Das Sonderbare hierbei ist, daß Tröndle selbst allerlei stark wirkende Chemikalien benutzt und auf frisches und Alkohol-Material einwirken läßt, unter anderem konzentrierte Salpetersäure, Salzsäure und Schwefelsäure. Warum man nach Tröndle gegenüber den Resultaten, die ich mit Chromsäure erhielt, skeptisch sein muß und nicht gegenüber den seinigen, die mit den obengenannten konzentrierten Säuren erhalten wurden, erwähnt Tröndle nicht. Nach meiner Meinung muß jeder Untersucher frei in der Wahl seiner Methode sein. Worauf es besonders ankommt, ist, daß man auf Grund seiner Beobachtungen richtige Schlüsse zieht und aus denselben nicht mehr schließt, als erlaubt ist.

Während meine Folgerungen anfangs, wegen eines unbegründeten Mißtrauens in die von mir befolgte Methode, keinen Eingang fanden, kann ich jetzt auch auf das Gegenteil hinweisen. An einem Beispiel will ich dieses zeigen. Vorher nahm man mit Strasburger allgemein an, daß das Kerngerüst aus 2 morphologisch verschiedenen Substanzen bestände, aus einem achromatischen Substrat und Chromatinkörnern, und daß die Chromosomen aus Chromatin- und Lininscheibchen zusammengesetzt wären, die miteinander abwechselten. Diese Ansicht hat Strasburger 1907 in seiner „Ontogenie der Zelle seit 1875" noch verteidigt (VI, p. 73). 1898 und besonders 1899 habe ich Einwendungen gegen dieselbe gemacht (II, p. 201 und 208; III, p. 159 u. f. und 163 u. f.). Ich habe darauf hingewiesen, daß das teilweise Entfärben der Präparate, das man allgemein anwandte, sehr wahrscheinlich die Ursache unrichtiger Folgerungen war (III, p. 160 und 161). Während kompakte und dicke Teile sich nicht entfärben, entfärben weniger kompakte und dünnere sich ganz, und demzufolge hat man einen Unterschied gemacht zwischen zweierlei Substanzen, während eine graduelle Verschiedenheit in Dichtigkeit schon genügt, um die Beobachtungen zu erklären. Auch andere Untersucher, besonders A. Fischer (I) und später Lundegårdh (I, p. 174; II, p. 258; III, p. 219) haben auf diese Fehlerquelle hingewiesen. 4 Jahre später wurden meine Resultate von Grégoire und Wygaerts (I, p. 11, 14, 38

und 39) bestätigt, die aber nicht meiner Methode folgten, sondern Serienschnitte studierten. Später ist meine Ansicht von mehreren Untersuchern akzeptiert worden (Lundegårdh, III, p. 288; II, p. 266; Tischler, I, p. 246).

Über die Bestimmung der Chromosomenzahlen bemerke ich noch, daß, wenn ich bedenke, wie große Mühe es mir gemacht hat, bei *Oedogonium* die Chromosomenzahl zu bestimmen, ich oft erstaune, über die Entschiedenheit, mit welcher einige Untersucher noch viel größere Chromosomenzahlen erwähnen können, ohne daß es klar wird, auf welche Weise sie die Schwierigkeiten, mit denen sie gewiß zu kämpfen hatten, überwunden haben. Im Zusammenhang hiermit lenke ich die Aufmerksamkeit auf das, was Tischler (I, p. 222) in dem Progressus rei botanicae geschrieben hat. Tischler betont, daß oft falsche Chromosomenzahlen gezählt worden sind, und daß es in vielen Fällen ganz außerordentlich schwierig, ja fast unmöglich ist, sich absolute Klarheit zu verschaffen, was von ihm durch Beispiele erläutert wird. Bei einem derartigen Sachverhalt verdient nach meiner Meinung eine neue Methode nicht getadelt, sondern vielmehr ernstlich geprüft zu werden. Was ist dagegen einzuwenden, daß man auf verschiedene Weisen seinen Zweck zu erreichen sucht?

Auf Grund vieljähriger Erfahrung bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß die Chromsäuremethode wertvoll für die Untersuchung der Kerne ist, wodurch besonders bei *Spirogyra* schon vieles ans Licht gebracht wurde, was zu entdecken, auf andere Weise überhaupt nicht oder nur unvollkommen gelungen war. Ich bemerke, daß minutiöse Beobachtungen, z. B. über den Nukleolus von *Spirogyra* oder über die Chromosomenzahl bei *Oedogonium*, sehr viel Geduld und Ausdauer erfordern. Wer das nicht begreift und wem es nicht sofort gelingt, die Resultate von anderen zu bestätigen, der kann leicht zur Mißbilligung einer Methode veranlaßt werden, die, mit Umsicht angewandt, zu guten Resultaten führt. Ich bemerke noch, daß man nicht sogleich die Resultate anderer Untersucher verwerfen muß, wenn man ihren positiven Resultaten nur negative Erfahrungen gegenüberstellen kann. Tröndle, einer der Bekämpfer meiner Methode, hat solches selbst erfahren. Die Beobachtungen Chmielewskys über die Mitosen in den Zygoten von *Spirogyra* hat Tröndle (I, p. 214) anfänglich nicht bestätigen können und demzufolge als fehlerhaft verworfen. Später aber haben Karsten (I) und auch Tröndle selbst (III, p. 596) gefunden, daß die Mitteilungen Chmielewskys über das Vorkommen von Mitosen in den Zygoten von *Spirogyra* richtig waren.

Außer den dreierlei obengenannten Methoden für die Untersuchung der Kerne gibt es noch andere, bei denen man Reagenzien auf lebendiges Material einwirken läßt und vor und nach dem Tode die dabei stattfindenden Veränderungen studiert. So gelang es Meunier (I, p. 344 u. f.), als er die lebendigen Kerne auf eine bestimmte Weise mit verschiedenen Chemikalien

behandelte, einen schlangenförmigen Körper im Nukleolus von *Spirogyra* wahrnehmbar zu machen. Ich selbst (VI, p. 120 u. f.) studierte die Veränderungen, welche die ruhenden Kerne und die Teilungsfiguren bei *Spirogyra* zeigten, als ich sie mit Auflösungen von Kaliumnitrat, Chloralhydrat und Phenol behandelte. Bei den modifizierten Kernen und Kernteilungsfiguren kann man manchmal Beobachtungen machen, die für die Kenntnis des normalen lebendigen Zustandes Wert haben. Später kommen einige der mittels dieser Methoden erzielten Resultate noch zur Sprache.

Weiter kann man durch Abkühlung, Zentrifugieren und Einwirkung von Anaestheticis und anderen Stoffen Modifikationen im Kernteilungsprozeß hervorrufen, die für die Kenntnis der normalen Kernteilung Wert haben, worauf ich später zurückkomme.

## III. Der heutige Stand unsrer Kenntnis der Kerne und der Kernteilung bei *Spirogyra*.

Diesen Abschnitt habe ich geschrieben, um darzulegen, was man von der Zusammensetzung der *Spirogyra*-Kerne, von den Veränderungen, die sie während des Lebens erfahren, und von der morphologischen Bedeutung der zusammensetzenden Teile weiß. Der Untersuchungen über Kopulation und Keimung und über den Chemismus der Kerne habe ich nur Erwähnung getan, insoweit sie mit obigem zusammenhängen.

Verschiedene Ursachen haben zum Schreiben dieses Abschnittes Veranlassung gegeben. Erstens erfassen viele Forscher noch nicht, wie zusammengesetzt die *Spirogyra*-Kerne sind und daß man ihre Nukleolen überhaupt nicht mit gewöhnlichen Nukleolen gleichstellen darf, was manchmal Mißverständnis und ernstliche Verwirrung veranlaßt hat. Das ist unter anderem auch der Fall bei Strasburger (VI, p. 76) in „Die Ontogenie der Zelle seit 1875". Bei der allgemeinen Behandlung der Nukleolen und der Nukleolussubstanz schreibt dieser Gelehrte: „Zu bemerken wäre hier weiter, daß in früheren Arbeiten auch schon das Ausspinnen der Chromosomen aus den Nukleolen behauptet worden ist, so um bei pflanzlichen Objekten zu verweilen, für *Spirogyra* durch J. W. Moll, L. Mitzkewitsch und mit einer bestimmten Einschränkung auch durch C. van Wisselingh." Im Zusammenhang mit obigem weise ich auch auf Lundegårdhs (IV, p. 4 u. f.) Einteilung der Kerne hin, welche sich auf ihre verschiedene Struktur gründet. Lundegårdh unterscheidet 7 Typen von Kernen, aber ich suchte umsonst nach einer Type, zu welcher ich die komplizierten *Spirogyra*-Kerne rechnen könnte.

Zweitens finde ich es nützlich, den heutigen Stand unserer Kenntnis der Kerne und der Kernteilung bei *Spirogyra* darzulegen,

weil die Untersuchungen darüber zu sehr auseinandergehenden Resultaten geführt haben und es demzufolge für Forscher, die diese komplizierten Kerne nicht speziell studiert haben, sehr schwer ist, eine Übersicht über all die widersprechenden Beobachtungen und Ansichten zu erhalten und ihren Wert einigermaßen abzuschätzen.

Drittens halte ich das Studium der Kerne und Kernteilung von *Spirogyra* für wichtig, weil es verschiedene Probleme von allgemeiner Bedeutung, welche die Chromosomen, Nukleolen, die Kernwand, Kernspindel, den Zusammenhang zwischen Kernteilung und Zellteilung, die abnormale Kernteilung und die sogenannte Amitose betreffen, beleuchtet.

Die *Spirogyra*-Kerne hat man schon sehr oft untersucht. Strasburger (I, II, III, IV), Macfarlane (I), Flemming (I), Tangl (I), Zacharias (I), Meunier (I), Behrens (I), Degagny (I, II, III, IV, V, VI), Moll (I), Mitzkewitsch (I), Berghs (II), Sijpkens (I), Merriman (I, II) und ich selbst (II, IV, VI, VII, p. 215) haben die normale Kernteilung, Karyokinese oder Mitose studiert. Overton (I), Klebahn (I), Chmielewsky (I), Mottier (I), Karsten (I) und Tröndle (I, II) haben das Verhalten der Kerne bei der Kopulation und der Keimung erforscht. Gerassimoff (I, II, III, IV, V, VI), Nathansohn (I) und ich selbst (VII) haben bei *Spirogyra* Untersuchungen über abnormale Karyokinese und Amitose angestellt. Zacharias (VI) und Tröndle (III) haben bei *Spirogyra* der chemischen Beschaffenheit der Kerne ihre Aufmerksamkeit gewidmet. De Wildeman (III) hat den Einfluß der Temperatur auf die Kernteilung studiert.

## Der ruhende Spirogyra-Kern.

### Die Kernwand.

Die meisten Forscher, die sich mit der Untersuchung tierischer und pflanzlicher Kerne beschäftigt haben, nehmen an, daß der Kern mit einer Wand versehen ist. Unsere Kenntnis der chemischen und physischen Beschaffenheit der Kernwand ist noch gering und auch ist es noch unsicher, ob die Kernwand zu dem Kern oder zu dem Zytoplasma gehört. Manchmal betrachtet man die Kernwand nur als eine Grenzschicht des Zytoplasmas, die körnchenfrei ist, wie die äußere Hyaloplasmaschicht (vergl. E. Küster, I, p. 759), oder als einen Tonoplast (Stomps, I, p. 127 u. f.).

*Spirogyra* ist nach meiner Meinung ein ausgezeichnetes Objekt für das Studium der Kernwand. Einige Fragen, welche sich auf die Kernwand beziehen, können bei diesem Objekt mit gutem Erfolg studiert werden. Besonders das Studium der lebendigen Kerne führt uns weiter.

Die Forscher, die bei *Spirogyra* die Kerne studiert haben, nehmen an, daß bei denselben eine Wand vorkommt, aber wie man sich dieselbe vorstellen muß, darauf bleibt man die Antwort schuldig.

Nach Berghs (II, p. 72), der ausschließlich fixiertes Material untersuchte, ist die Kernwand bei *Spirogyra* nichts anderes als eine peripherische Protoplasmaschicht, was deshalb fast gleichsteht mit einem Ignorieren einer eigentlichen Kernwand. Wenn man aber, wie viele Forscher, ausschließlich fixiertes Material untersucht, ist es unmöglich, die Frage zu lösen, ob die Kernwand fest ist, oder eine flüssige Plasmaschicht darstellt. Wenn man die Resultate zusammenfaßt, welche die Untersuchung von lebendigem *Spirogyra*-Material unter verschiedenen Verhältnissen ergeben hat, dann darf man, glaube ich, annehmen, daß bei *Spirogyra* die Kernwand fest ist und ein dünnes, allseitig geschlossenes Häutchen bildet.

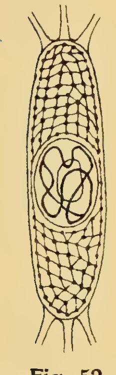


Fig. 52.
*Spirogyra crassa.*
Ruhender Kern im Querschnitt.

Wenn man einen normalen, lebendigen, ruhenden Kern unter dem Mikroskop beobachtet, so sieht man, daß derselbe einem Bläschen ähnlich ist, in dem man 1 oder 2 Körperchen, die Nukleolen, unterscheiden kann. Einige Spezies haben kugelförmige, andere mehr oder weniger platte Kerne. Meunier (I, p. 342 und 343), der bei ungefähr 15 Arten die Kerne untersucht hat, erwähnt, daß die Aufhängefäden die Form des Kerns beeinflussen. Das verursacht, daß bei einigen rundkernigen Arten der Kern nicht genau kugelförmig ist, sondern hervorragende Spitzen zeigt, welche sich an den Stellen befinden, wo die Aufhängefäden den Kern berühren.

Immer ist bei *Spirogyra* der Kern (Fig. 52) scharf begrenzt und diese scharfe Begrenzung ist stets von der Anwesenheit einer festen, allseitig geschlossenen, gespannten Wand begleitet. Daß die Kernwand geschlossen und gespannt ist, folgt meiner Meinung nach aus verschiedenen Tatsachen. Wird lebendiges Material fixiert, so wird sowohl bei den Protoplasten als auch bei dem Kern die Spannung aufgehoben und findet bei beiden eine mehr oder weniger wahrnehmbare Zusammenziehung und Formveränderung statt. Nimmt durch Einwirkung von plasmolytisch wirkenden Stoffen der Turgor ab, so schwellen die Kerne etwas auf, was man besonders bei platten Kernen leicht feststellen kann, weil diese dann eine mehr kugelförmige Gestalt annehmen. Bei den Kernen mit hervorragenden Spitzen gegenüber den Aufhängefäden fand Meunier (I, p. 342 und 343), daß, wenn man die Spirogyren mit Reagenzien behandelte, die hervorragenden Spitzen sich einzogen.

Studiert man bei einer plattkernigen *Spirogyra* (Fig. 53) die Karyokinese (van Wisselingh, VI, p. 127) an lebenden

Objekten, so kann man leicht feststellen, daß in der Prophase der Kern dicker wird und der Nukleolus scheinbar ganz verschwindet (Fig. 54). Das Aufschwellen des Kerns kann durch eine erhöhte Spannung im Kern oder durch ein Dünnerwerden der Kernwand veranlaßt werden; wahrscheinlich aber beteiligen beide Faktoren sich dabei. In einem gewissen Augenblick sieht man plötzlich den Kern an den Polen einsinken, so daß er die

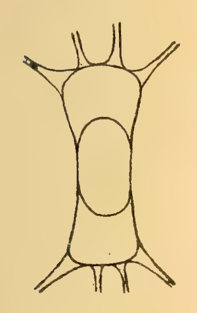


Fig. 53.
*Spirogyra maxima.*
Ruhender Kern.



Fig. 54.
*Spirogyra maxima.*
Derselbe Kern wie Fig. 53.
Prophase. Aufschwellung.

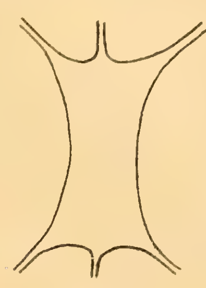


Fig. 55.
*Spirogyra maxima.*
Derselbe Kern wie Fig. 53.
Prophase. Einsinkung.

Form einer bikonkaven Linse bekommt (Fig. 55). In diesem Augenblick hört die Kernwand offenbar auf, eine gespannte Wand zwischen dem Kerninhalt und dem Zytoplasma zu sein; darnach löst sie ganz auf.

Daß die Kernwand ganz gewiß etwas anderes darstellt, als die äußere Plasmaschicht oder Hautschicht oder als das Plasma-

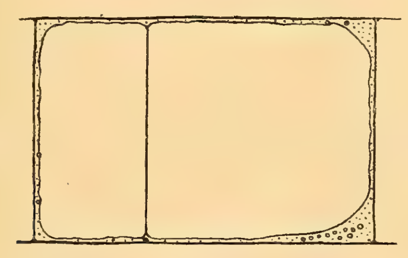


Fig. 56. *Spirogyra triformis.*
Kernlose chromatophorenfreie Zelle. Die große Vakuole durch eine Plasmawand in zwei Teile geteilt.

schichtchen, das eine Vakuole begrenzt, und daß der Kerninhalt auf eine andere Weise vom Zytoplasma getrennt ist, als die Chromatophoren, geht aus verschiedenen Beobachtungen und Versuchen hervor. Durch Plasmolyse können Protoplasten und Vakuolen in Stücke zerteilt werden. Auch können Plasmaströme veranlassen, daß eine Plasmawand gebildet wird, welche die große Vakuole in 2 Teile teilt (Fig. 56) (van Wisselingh, XI, p. 187 und Fig. 50). Durch Zentrifugieren können bei *Spiro-*

*gyra* die Chromatophoren in Teile getrennt werden (van Wisselingh, XI, p. 147). Bei *Vaucheria* werden nach Verletzung Teile des Protoplasten ausgestoßen. Dagegen gelingt es überhaupt nicht, die Kerne auf eine der obengenannten Weisen in Stücke zu zerteilen. Zwar fallen manchmal bei abnormaler Karyokinese (van Wisselingh, VII, p. 201) die Kerne in mehrere Fragmente auseinander, aber die Kernwand hat sich in diesem Fall zuvor aufgelöst.

Bei gestörter Kernteilung entstehen manchmal große Kerne von sehr abnormaler Gestalt, welche 2 zusammenhängende Kerne

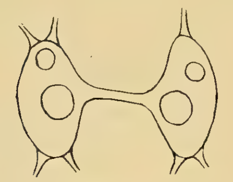


Fig. 57.
*Spirogyra triformis.*
Zusammengesetzter Kern.



Fig. 58.
*Spirogyra triformis.*
Zusammengesetzter Kern.

oder 1 großen Kern mit eigentümlichen Anhängen darstellen (Fig. 57 und Fig. 58). Diese Kerne behalten in dem sogenannten Ruhezustand bleibend ihre merkwürdige Gestalt. Zusammenhängende Kerne sah ich die Zellwand entlang einen großen Weg zurücklegen, ohne daß sie auseinander gingen, was gewiß statt-

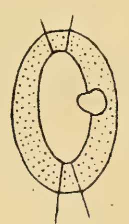


Fig. 59.
*Spirogyra triformis.*
Nukleolus wird ausgeworfen.

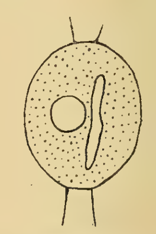


Fig. 60.
*Spirogyra triformis.*
Ausgeworfener Nukleolus und Kernwand im Plasma.

gefunden hätte, wenn sie beide nicht durch eine gemeinschaftliche Kernwand umschlossen gewesen wären, denn in mehrkernigen Zellen haben die Kerne eine entschiedene Neigung, sich voneinander zu entfernen und in dem Zellraum zu verbreiten.

Mittels Kaliumnitratlösungen von $2^1/_2$, 3, und 5 % kann man die Kernwand deutlich nachweisen (van Wisselingh, VI, p. 121 und 122). Wenn abnormale Plasmolyse stattfindet, kann man beobachten, daß ein großer Teil des Kerninhalts mit dem Nukleolus wahrscheinlich durch einen entstandenen Riß hinausgestoßen wird (Fig. 59). Die Kernwand, als ein mehr oder weniger

verschrumpeltes Häutchen, und den Nukleolus sieht man dann nebeneinander im Zytoplasma liegen (Fig. 60).

Die obenerwähnten Beobachtungen und Versuche beweisen nach meiner Meinung deutlich, daß der ruhende Kern bei *Spirogyra* eine Wand hat, und daß dieselbe ein dünnes, festes Häutchen darstellt, das den Kern allseitig umschließt, überall geschlossen und durch den Druck, der an ihrer Innenseite ausgeübt wird, gespannt ist.

An dieser Stelle will ich darauf hinweisen, daß man manchmal die Kernwand mit einer Plasmaschicht, die sich während der Einwirkung verdünnter Lösungen verschiedener Chemikalien um den Kern bildet (Fig. 61), verwechselt hat. Bei sterbenden und toten Spirogyren hat es oft meine Aufmerksamkeit erregt, daß die Kerne sich in einer großen Blase befinden. Molisch (I, p. 177) hat in verschiedenen Fällen ähnliche Zustände wahrgenommen und in einer Abhandlung ,,Über Zellkerne besonderer

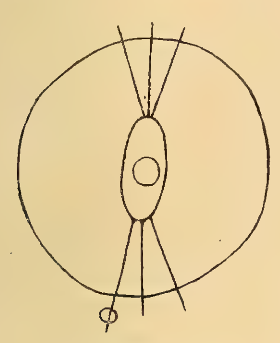


**Fig. 61.**
*Spirogyra triformis.*
**Kern in einer Plasmablase.**

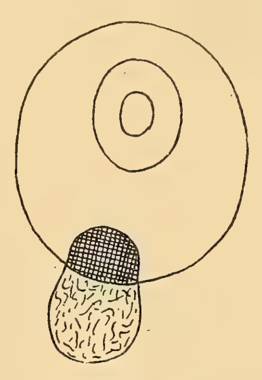


**Fig. 62.**
*Spirogyra maxima.*
**Blase um den Kern mit einem Präzipität von Eiweiß und Gerbstoff.**

Art" beschrieben. Molisch glaubte erst, daß jeder Kern sich in einer Saftvakuole befand, später kam er zu dem Resultat, daß man die Kernwand selbst als die gespannte Blasenwand betrachten müßte. Es scheint, daß Meunier (I, p. 339) nach Einwirkung von verdünntem Alkohol und anderen Lösungen etwas ähnliches beobachtet hat. Er erwähnt, daß die Kerne sehr stark aufschwellen, worauf die gespannte Kernwand reißt und Falten bildet. Bei *Spirogyra* habe ich (VI, p. 122) nach Einwirkung von Kaliumnitrat-, Chloralhydrat-, Phenol- und Ätherlösungen Erscheinungen beobachtet, welche vollkommen den Figuren von Molisch entsprachen. Die Blasenwand, die sich um die Kerne bildet, kann aber nicht die dünne Kernwand sein. Sie ist dafür viel zu dick und von zu großem Umfang. Nach Fortsetzung meiner Untersuchungen zeigte es sich, daß das Zytoplasma um den Kern eine Wand bildet, welche der sogenannten Vakuolenwand, die man nach abnormaler Plasmolyse beobachtet, sehr ähnlich ist. Wenn die Zellen sterben, erstarrt die Blasenwand

und sie bekommt Risse und Falten. Der Blaseninhalt kommt in Kontakt mit dem Inhalt der Vakuole und wo solches stattfindet, bildet sich ein Präzipitat (Fig. 62). Nach mikrochemischer Untersuchung der mittels Ätherlösungen (van Wisselingh, XIII, p. 181 und 182, XV, p. 30 u. f.) erhaltenen Präzipitate hat es sich gezeigt, daß diese Präzipitate Niederschläge von Eiweiß und Gerbstoff sind. Sie entstehen, weil die Blase gelöstes Eiweiß und der Zellsaft Gerbstoff enthält. Es kommt mir vor, als ob auch Meunier die Kernwand mit einer Plasmawand verwechselt habe. Eine nähere Untersuchung muß das entscheiden.

## Das Kerngerüst.

Die Ansichten über das Kerngerüst bei den höheren Pflanzen sind sehr verschieden. Nach den älteren Ansichten von Flemming und Strasburger ist das Kerngerüst aus 2 morphologisch verschiedenen Bestandteilen, aus Chromatin und Linin, zusammengesetzt. Das Linin bildet ein achromatisches Substrat, daß nach Strasburger eine fädige und nach Flemming eine fädig-netzartige Struktur hat. In diesem Substrat kommen selbständige Chromatinkörperchen vor. Wenn während der Karyokinese aus dem Kerngerüst Chromosomen entstehen, verschmelzen nach Strasburger die Chromatinkörner miteinander und bilden sich aus denselben dicke Scheiben, die durch dünne Lininscheiben miteinander verbunden sind. In „die Ontogenie der Zelle seit 1875" beharrt Strasburger, was die Zusammensetzung des Kerngerüstes aus Chromatin und Linin betrifft, den Ansichten anderer Forscher gegenüber noch bei seiner Meinung.

Bei meiner ersten karyokinetischen Untersuchung (II, 1898) kam ich zu einem Resultat, das mit den Ansichten von Flemming und Strasburger in Widerspruch war. Auf Grund verschiedener Beobachtungen und Versuche schloß ich, daß bei *Spirogyra* das Kerngerüst des ruhenden Kerns ein Netzwerk war, das aus kleinen, durch kurze Fädchen verbundenen Körnern bestand, und daß man in demselben nicht zweierlei Substanzen unterscheiden konnte, von denen die eine Farbstoffe aufspeicherte und die andere nicht. Als ich später (III, 1899) die Karyokinese beim Wandbelag des Embroysackes von *Fritillaria* und *Leucojum* studierte, welche Objekte für die Untersuchung günstiger sind, kam ich zu ähnlichen Resultaten. Ich fand, daß das Kerngerüst aus kleinen Körperchen, aus Klümpchen und Körnern bestand, die durch feine Fädchen miteinander verbunden waren. Das Kerngerüst untersuchte ich auf verschiedene Weise. Es zeigte sich dabei, daß die feinen, fadenförmigen Verbindungen durch Farbstoffe weniger gefärbt werden und sich in Chromsäure eher auflösen, als die dickeren Klümpchen und Körner, aber nichts deutete an, daß sie verschiedener Natur waren. 4 Jahre nach meiner letztgenannten Publikation erschien eine Abhandlung von Grégoire und Wygaerts (I, 1903), die bei *Trillium* auch zu dem Resultat gekommen waren, daß das Kerngerüst

ein chromatisches Netzwerk ist und daß man bei demselben nicht einen Unterschied zwischen einem achromatischen Substrat und chromatischen Körperchen machen kann. Mano (I, p. 61), Berghs (I, p. 152), Sijpkens (I, p. 214), Sharp (I, p. 295) und Lundegårdh (I, p. 174) kamen bei verschiedenen Objekten zu ähnlichen Resultaten.

Lundegårdh (I, p. 174) hat, für die Substanz, aus welcher das Kerngerüst und die Chromosomen bestehen, einen neuen Namen vorgeschlagen, nämlich Gerüstsubstanz oder Karyotin, weil man den Unterschied zwischen Chromatin und Linin und daher den Gebrauch beider Namen nicht mehr verteidigen kann.

Bei den Wurzeln von *Allium* hat Grégoire (II, p. 349) nochmals die Zusammensetzung des Kerngerüstes und der Chromosomen studiert. Er kam dabei zu dem Resultat, daß das chromatische Element wahrscheinlich wohl aus 2 Gruppen von Körpern, achromatophilen und chromatophilen, bestand, aber daß keine selbständige chromatophile Körperchen in einem achromatischen Substrat vorkamen; die achromatophile Substanz ist gänzlich von der chromatophilen durchzogen.

Als ich meinte, die alte Ansicht Strasburgers aufgeben zu müssen, habe ich darauf hingewiesen, daß ich durchaus nicht behauptete, daß das Kerngerüst nur aus 1 chemischen Körper bestände. Ich fand es überhaupt nicht unwahrscheinlich, daß mehrere Körper im Kerngerüst anwesend sind, aber Gründe für einen Unterschied zwischen 2 morphologisch verschiedenen Bestandteilen, einem Lininsubstrat und Chromatinkörperchen, waren nach meiner Meinung nicht vorhanden (III, p. 161).

Wie obenerwähnt, gehen die Meinungen über das Kerngerüst der höheren Pflanzen auseinander, noch mehr aber ist dies für *Spirogyra* der Fall. Nach Strasburger (II, p. 524 u. f.; IV, p. 7 u. f.) und Flemming (I, p. 316) besteht das Kerngerüst bei *Spirogyra* aus Fäden, während andere Forscher und ich selbst (II, p. 200 und 201; IV, p. 358 und 359) eine netzförmige Struktur annehmen. Nach Strasburger und Flemming ist das Kerngerüst aus 2 morphologisch verschiedenen Bestandteilen, Chromatin und Linin, zusammengesetzt. Das Linin bildet die Fäden, in denen das Chromatin in der Form von Körnern vorkommt. Es ist bemerkenswert, daß, während Strasburger und Flemming annehmen, daß die Quantität des Chromatins im Kerngerüst gering ist, andere Forscher, nämlich Moll (I, p. 17 und 27), Mitzkewitsch (I, p. 103 und 110) und Berghs (II, p. 71 und 72) behaupten, daß das Chromatin im Kerngerüst ganz oder fast ganz fehlt. Nach dieser Ansicht würden das Kerngerüst von *Spirogyra* und das der höheren Pflanzen sehr verschieden sein. Ich kann aber diese Ansicht nicht teilen. Ich glaube, daß das Auswaschen der Präparate nach dem Färben die Forscher irregeführt hat, wie ich (II, p. 201) schon 1898 nachgewiesen habe. Ob das Kerngerüst stark, wenig oder nicht gefärbt zurückbleibt, kann gänzlich von der Behandlung abhängen, welcher man es nach dem Färben unterwerft.

Nicht unwahrscheinlich ist es aber, daß bei gleicher Behandlung bei *Spirogyra* das Kerngerüst etwas schwächer gefärbt wird als bei anderen Pflanzen. Das Kerngerüst hat bei *Spirogyra* eine feine Struktur, während die Kernplatte, die aus demselben entsteht, platt ist und höchstens 12 gut entwickelte Chromosomen enthält, welche nicht aus der Kernplatte hervorragen und überhaupt deshalb nicht so lang sind, als die der höheren Pflanzen. Dementsprechend kann man erwarten, daß bei *Spirogyra* das Kerngerüst etwas schwächer gefärbt wird, als bei anderen Pflanzen. Chromsäurelösungen gegenüber verhält das Kerngerüst bei *Spirogyra* sich auf ähnliche Weise wie die Kerngerüste bei höheren Pflanzen. Einen wesentlichen Unterschied zwischen beiden kann man nicht feststellen. Bei *Spirogyra* besteht das Kerngerüst auch aus einer Substanz, die Farbstoff aufspeichern kann. Diese Substanz kann man Chromatin nennen. Besser ist der von Lundegårdh vorgeschlagene Name Gerüstsubstanz oder Karyotin.

Daß einige Forscher die Anwesenheit von Chromatin im Kerngerüst von *Spirogyra* leugnen, hängt mit der Rolle, welche sie dem Nukleolus bei der Karyokinese zuschreiben, zusammen. Ich werde diesen wichtigen Punkt später behandeln.

Der Raum zwischen dem Kerngerüst wird von dem Kernsaft eingenommen. Bei *Spirogyra* hat die Untersuchung der Kerne, was den Kernsaft betrifft, noch keine bedeutende Tatsachen ans Licht gebracht.

Über die feine Struktur des Kerngerüstes bemerke ich, daß alle diesbezüglichen Resultate beim fixierten Material erzielt sind und daß das Fixieren ohne Zweifel bedeutende Veränderungen hervorruft. Dieses geht z. B. aus dem folgenden Versuch hervor: Wenn man einen lebendigen Kern unter dem Mikroskop beobachtet und das Flemmingsche Gemisch hinzufügt, so wird sein Äußeres plötzlich modifiziert. Man bekommt den Eindruck, daß ein Gerinnen oder eine Zusammenziehung stattfindet. Man muß deshalb berücksichtigen, daß, was man beim fixierten Material beobachtet, wohl mehr oder weniger dem, was im lebendigen Objekt anwesend ist, entspricht, aber nicht ein genaues Bild vom Leben darstellt. Es kommt mir vor, daß ein genaues Studium der Veränderungen, welche Fixiermittel hervorrufen, noch immer sehr lohnend sein könnte.

## Der Nukleolus.

Sehr wichtig ist, wie es später sich zeigen wird, die Zahl der Nukleolen, die in normalen *Spirogyra*-Kernen 1 oder 2 ist. Bei dünnen Spirogyren ist sie meist 1, bei dicken 1 oder 2, aber in normalen Zellen mit normalen Kernen nie mehr als 2 (van Wisselingh, II, p. 215 u. f.).

Sehr schwer ist es, auf dem gebräuchlichen Wege, nämlich durch das Studium von gefärbten Durchschnitten, in die feinere Struktur des Nukleolus einzudringen. In Figuren von Moll

(I, Pl. I) sieht man um die Nukleolen von *Spirogyra* einen hellen Hof. Es scheint, daß die Nukleolen in Höhlungen des Kerngerüstes liegen. In den Figuren anderer Forscher sieht man aber keinen hellen Hof um die Nukleolen. Bei lebendigen Objekten kann man nie etwas von Höhlungen um die Nukleolen bemerken, wohl bisweilen beim fixierten Material, aber manchmal auch nicht, was von verschiedenen Faktoren abhängig zu sein scheint, nämlich vom Fixiermittel, vom Material, und wahrscheinlich auch von der Weise, wie man das Fixiermittel anwendet. Bei mit Flemmingschem Gemisch fixiertem Material fand ich manchmal einen hellen Hof um den Nukleolus und beim Alkohol-Material derselben Spezies nicht. Meiner Meinung nach kommen in lebenden Objekten keine Höhlungen um die Nukleolen vor; sie entstehen während des Fixierens durch Zusammenziehung des Kerngerüstes.



Fig. 63. *Spirogyra crassa.* Nukleolus abnormaler Form.

Einige Forscher erwähnen über die feinere Struktur der Nukleolen in den ruhenden Kernen so gut wie nichts. Strasburger (IV, p. 7 und 8) und Flemming (I, p. 316), die bei verschiedenen *Spirogyra*-Spezies die Karyokinese studiert haben, erwähnen, daß der Nukleolus einen hohen Chromatingehalt habe, aber aus ihren Mitteilungen geht nicht hervor, daß sie dem Nukleolus eine besondere Struktur zuerkennen.



Fig. 64. *Spirogyra setiformis.* Prophase. Nukleolusfäden, Massen und Kügelchen aus dem verschwundenen Nukleolus im Kern.

Ganz anders ist der Standpunkt, worauf Carnoy (I) steht. Dieser belgische Gelehrte gab von dem Kern bei *Spirogyra* die folgende Beschreibung: „C'est un noyau, où le boyau nucléinien s'est normalement localisé au centre de la cavité nucléaire, laissant tout le rest vide et uniquement occupé par le caryoplasme, et s'y est entouré d'une mince membrane, aisant ainsi un nouveau noyau au milieu de 'ancien.“ Carnoy schlug vor, den Nukleolus von *Spirogyra* nucléole-noyau zu nennen, weil er, was seine Lage in der Zelle inmitten von Plasma, das durch eine Wand umgeben ist, betrifft, mit einem Nukleolus, und was seine Natur betrifft, mit einem Nukleus übereinstimmt. Wie aus obigem hervorgeht, gehen die Ansichten der Forscher über den Nukleolus von *Spirogyra* von Anfang an schon sehr auseinander.

Außer Carnoy nehmen auch Tangl (I, p. 270 und 271) und Meunier (II, p. 371) an, daß der Nukleolus eine Wand habe. Andere Forscher tun derselben keine Erwähnung und Berghs (III, p. 72) behauptet gerade das Gegenteil.

Verschiedene Andeutungen weisen auf die Anwesenheit einer Nukleoluswand hin. In normalen, ruhenden Kernen haben die Nukleolen eine kugelförmige Gestalt; bei einigen Arten sind sie etwas abgeplattet (Fig. 52 und Fig. 53). Bisweilen findet man

einen Nukleolus, den man als 2 Nukleolen, die durch ein dünnes Zwischenstück verbunden sind (Fig. 63) (van Wisselingh, II, p. 201 und Fig. 5), betrachten kann. Immer ist der Nukleolus, ebenso wie der mit einer Wand versehene Kern, scharf begrenzt (Fig. 52 und Fig. 53). Wenn die Kernwand in der Prophase der Karyokinese sich auflöst, geht bei dem Kern die scharfe Begrenzung verloren und in Übereinstimmung hiermit, kann man annehmen, daß, wenn der Nukleolus eine unregelmäßige Form bekommt (Fig. 26 und Fig. 28), und, wie es bei *Spirogyra setiformis* (van Wisselingh, IV, p. 369 und Fig. 17) der Fall ist, die flüssige Nukleolussubstanz im Kern selbst Massen und Kügelchen bildet (Fig. 64), oder, wie bei *Spirogyra dubia*, Fäden aus der Nukleolusmasse im Kern hervorragen (Fig. 26), diese Erscheinungen durch den Verlust der Nukleoluswand veranlaßt werden oder wenigstens mit demselben zusammenhängen. Bisweilen entstehen Vakuolen in dem Nukleolus (Fig. 52), in welchem Fall er die Kugelform oder die Form eines einigermaßen abgeplatteten Bläschens, dessen Wand gespannt ist, beibehält (van Wisselingh, II, p. 202). Bei *Spirogyra crassa* fand ich (van Wisselingh, II, p. 206) oft in der Prophase der Karyokinese birnförmige Nukleolen (Fig. 65), die dadurch entstehen, daß die Nukleolusfäden kürzer, dicker und kräftiger werden; hierdurch wird die Form der Nukleolen modifiziert. Man bekommt den Eindruck, daß ein oder mehrere Enden dieser Fäden auf die Innenseite der Nukleoluswand einen lokalen Druck ausüben. Auf Grund der obenerwähnten Tatsachen kann man es für sehr wahrscheinlich halten, daß bei *Spirogyra* der Nukleolus eine Wand hat.



**Fig. 65.**
*Spirogyra crassa.*
**Nukleolus und Chromosomen mittels Chromsäure aus einem Kern isoliert.**

Die interessantesten und beweiskräftigsten Untersuchungen über die Nukleoluswand hat Meunier (I, p. 342 und 343) angestellt. Meunier ließ verdünnte Kalilauge und noch viele andere Reagenzien auf die Spirogyren einwirken und zerquetschte währenddessen die Zellen, indem er Druck auf das Deckglas ausübte. Während dabei der Inhalt des Nukleolus durch einen in seiner Wand entstandenen Riß ausgestoßen wird, wird seine Wand deutlich wahrnehmbar.

Die feinere Struktur des Nukleolus von *Spirogyra* ist für viele Forscher verborgen geblieben. Flemming und Strasburger erwähnen darüber nichts und Strasburger (VI) stellt sich gegenüber den Resultaten anderer Forscher, die den Nukleolus von *Spirogyra* nicht für einen gewöhnlichen Nukleolus halten und annehmen, daß aus demselben Chromosomen hervorgehen, auf einen sehr skeptischen Standpunkt.

Andere Forscher dagegen glauben, sehr wichtige Gebilde im Nukleolus von *Spirogyra* gesehen zu haben. Nach Macfarlane (I, p. 216) enthält der Nukleolus von *Spirogyra* ein sehr wichtiges Körperchen, dem genannter Autor den Namen Nucleolonucleus gab. Andere Forscher haben keine Resultate erzielt, die mit denen von Macfarlane übereinstimmen. Meunier (I, p. 370 u. f.) konnte innerhalb der Nukleoluswand einen schlangenförmig gewundenen Schlauch sichtbar machen, der eine schleimige oder halbflüssige Substanz enthielt. Nach dem Verhalten verschiedenen Reagenzien gegenüber nimmt Meunier an, daß der chromatische Inhalt dieses Schlauches aus Nuklein und die nichtchromatische Substanz der Hülle aus Plastin besteht. Meunier erzielte dieses interessante Resultat dadurch, daß er auf frisches Material eine mit Ammoniak schwach alkalisch gemachte Karminlösung einwirken ließ, die Zellen zerquetschte und verdünnten Alkohol, Essigsäure, Jod, Pikrinsäure oder Chromsäure hinzufließen ließ. Durch die Einwirkung der Reagenzien und die mechanische Verletzung der Zellen wird in dem Nukleolus nicht allein der obenerwähnte Schlauch deutlich wahrnehmbar gemacht, sondern man kann auch sehen, daß der Inhalt des Schlauches an einigen Stellen sich ansammelt und der Schlauch demzufolge lokale Anschwellungen bekommt. Meunier untersuchte den Nukleolus weiter noch mit verdünnten Alkalien, verdünnten und konzentrierteren Lösungen von Mineralsäuren, künstlichem Magensaft und vielen anderen Reagenzien und wies dabei auf verschiedene Weise die Anwesenheit des schlangenförmig gewundenen Körpers im Nukleolus nach. Meunier gibt eine ausführliche Beschreibung der beobachteten Erscheinungen, die durch zahlreiche Figuren erläutert wird.

Moll (I, p. 25) hat den Versuch von Meunier mit ammoniakalischer Karminlösung wiederholt; es gelang ihm aber nicht, alle Erscheinungen, die Meunier beobachtet hatte, hervorzurufen. Er sah oft eine netzartige Struktur (Skein-structure). Die interessanten Versuche von Meunier habe ich selbst noch nicht wiederholt, aber beim Zerquetschen von Spirogyren habe ich mehrmals beobachtet, daß die Nukleolen in den aus den Zellen gestoßenen, aber noch lebendigen Kernen bedeutende Veränderungen zeigten und sich mehr oder weniger im Karyoplasma auflösten, während 1 oder 2 Fädchen wahrnehmbar wurden.

Die Untersuchung gefärbter Durchschnitte hat bei *Spirogyra*, was die innere Struktur des Nukleolus des ruhenden Kerns betrifft, manchmal nur wenig ans Licht gebracht. Einige Forscher, nämlich Strasburger (IV, p. 7 und 8), Flemming (I, p. 316), Moll (I, p. 17 und 27), Mitzkewitsch (I, p. 103 und 110) und Berghs (II, p. 72), erwähnen, daß der Nukleolus einen hohen Chromatingehalt hat, oder daß das Chromatin nur im Nukleolus vorkommt. Der inneren Struktur des Nukleolus im ruhenden Kern wird meist keine Erwähnung getan. In den Figuren werden die Nukleolen oft durch schwarze Flecke angedeutet (Berghs II, Fig. 1—4 und 36—41; Merriman, I).

Moll (I, p. 26) fand dreierlei Nukleolen: gleichmäßig gefärbte Massen, Nukleolen mit netzförmiger Struktur (Skein-structure) und Nukleolen mit Vakuolen. Er nimmt an, daß der Nukleolus im ruhenden Kern einen oder mehr Fäden enthält, welche Farbstoff aufspeichern und eine netzartige Struktur hervorrufen können, und daß in dem Nukleolus Vakuolen vorkommen. Die Tatsache, daß Moll dreierlei Nukleolen unterscheidet, beweist, daß es sehr schwer ist, mit Hilfe gefärbter Durchschnitte in die Struktur des Nukleolus des ruhenden Kerns einzudringen, denn es ist sehr unwahrscheinlich, daß die Nukleolen in Wirklichkeit so verschieden sind, wie die Figuren von Moll andeuten. Ich glaube, daß auch in diesem Fall die Intensität der Färbung und der Effekt der Entfärbung eine große Rolle gespielt und die verschiedenen Bilder hervorgerufen haben.



Fig. 66.
*Spirogyra crassa.*
Nukleolus mit zwei Nukleolusfäden.

Mit Hilfe der Chromsäuremethode gelingt es, in die Struktur der Nukleolen tiefer einzudringen, als mit anderen Methoden und bei einer und derselben Spezies bekommt man nicht so ganz verschiedene Bilder, als sie gefärbte Mikrotomschnitte zeigen. Bei verschiedenen *Spirogyra*-Spezies aber können die Resultate sehr verschieden sein.



Fig. 67.
*Spirogyra crassa.*
Zwei Nukleolen, jeder mit einem Nukleolusfaden.

Bei *Spirogyra crassa* (Fig. 52) (van Wisselingh, II, p. 201 u. f. und 206, VII, p. 215 u. f.) gelang es mir, aus dem Nukleolus ein Gerüst oder Fadenwerk zu isolieren. Bei dem Nukleolus des ruhenden Kerns konnte ich nicht feststellen, aus wieviel Fäden dieses Fadenwerk zusammengesetzt ist, aber das Studium der Karyokinese lehrte mich, daß 2 Fäden (Fig. 66 und Fig. 67) vorhanden sind. Wenn 2 Nukleolen im Kern vorhanden sind, befindet sich im jeden Nukleolus ein Faden, und wenn es nur 1 Nukleolus gibt, befinden die beiden Fäden sich in dem einzigen Nukleolus. Zwischen den Windungen der Fäden kann man manchmal feine Verbindungen unterscheiden. Bei *Spirogyra triformis* (van Wisselingh, IV, p. 359) fand ich in dem Nukleolus ein ähnliches Fadenwerk wie bei *Sp. crassa.* Auch bei *Sp. setiformis* (van Wisselingh, IV, p. 360) kommt im Nukleolus ein Fadenwerk vor. Bei *Sp. condensata* (Fig. 1) und *Sp. dubia* (Fig. 25) zeigt der Nukleolus eine einigermaßen andere Struktur; deutliche, lange, gewundene Fäden konnte ich nicht nachweisen, aber wohl ein Gerüst, ein Faden- oder Netzwerk, das aus dickeren Teilen, aus Körnern und kurzen, dicken Fadenstückchen bestand, die durch feine Verbindungen oder Fädchen miteinander verbunden waren. Außer dem Gerüst, dem Faden- oder Netzwerk, enthalten die Nukleolen noch eine Substanz, die man auf Grund der Beobachtungen beim Studium der Karyokinese als flüssig betrachten muß, und die den übrigen Raum des Nukleolus ganz oder teilweise ausfüllt. Im letzteren Fall kommen im Nukleolus 1 oder mehr Höhlungen oder Vakuolen vor (Fig. 52).

Bei lebendigem und fixiertem Material kann man diese Vakuolen, die sehr wahrscheinlich eine wässrige Flüssigkeit enthalten, beobachten.

Ob man die gewundenen Fäden im Nukleolus von *Spirogyra* auf Grund der Beobachtungen Meuniers als Schläuche mit Inhalt betrachten muß, ist eine Frage, die man durch eine Untersuchung des ruhenden Kerns mit Hilfe von Chromsäurelösungen nicht lösen kann. Wenn man die Fäden dann mittels Chromsäure isoliert, sehen sie manchmal Schläuchen sehr ähnlich. Daher war ich geneigt, mich der Auffassung Meuniers anzuschließen, und habe demzufolge die Fäden auch Schläuche genannt. Wenn die langen, gewundenen Fäden in der Tat Schläuche mit Inhalt sind, so gibt es einen großen Unterschied zwischen den Strukturen der verschiedenen *Spirogyra*-Nukleolen, denn bei einigen Spirogyren kommen im Nukleolus lange, gewundene Fäden vor und bei anderen ein Gerüst, das einem Kerngerüst ähnlich ist. Einen derartigen großen Unterschied halte ich nicht für wahrscheinlich. Es kommt mir wahrscheinlicher vor, daß der Unterschied nur darin besteht, daß bei einigen Spirogyren das Nukleolusgerüst mehr fadenförmig und bei anderen mehr netzförmig ist.

Diese Ansicht ist aber einigermaßen im Widerspruch mit der Ansicht Meuniers. Daß Meunier nur einen Schlauch zu sehen meinte, während ich bei *Spirogyra crassa* und *Sp. triformis* in der Prophase der Karyokinese, wenn die Fäden kürzer und dicker sind, 2 Fäden unterscheiden konnte, ist sehr erklärlich. Schwerer zu lösen ist aber die Frage über die Struktur des schlangenförmig gewundenen Körpers Meuniers. Zwar sehen die beiden Fäden in der Prophase der Karyokinese während der Behandlung mit Chromsäure Schläuchen sehr ähnlich, aber an und für sich ist das kein genügender Beweis. Wie obenerwähnt, nimmt Meunier einen Schlauch mit einem Inhalt an, aber die Versuche und Figuren Meuniers, welche sich auf die Anschwellungen des schlangenförmig gewundenen Schlauches beziehen, gestatten auch eine andere Erklärung, nämlich die, daß die sogenannten Anschwellungen nur Massen von Nukleolussubstanz sind, die äußerlich den Nukleolusfäden anhaften. Meunier hat selbst erst an sekundäre Nukleolen gedacht, doch seine Meinung wieder aufgegeben.

Eine Wiederholung der interessanten Versuche Meuniers bei verschiedenen Spirogyren kommt mir für die nähere Kenntnis der Fäden im Nukleolus sehr erwünscht vor. Wenn es Schläuche mit einem Inhalt sind, so sind sie von Chromosomen, die man im allgemeinen nicht als Schläuche betrachtet, sehr verschieden. Wenn es keine Schläuche sind, so ist die Übereinstimmung mit Chromosomen größer, und der Unterschied zwischen den Nukleolen von verschiedenen *Spirogyra*-Spezies geringer, und sind die bei verschiedenen Spirogyren erzielten Resultate mehr miteinander in Übereinstimmung, so daß dieselben unter einen allgemeinen Gesichtspunkt kommen.

### Chemie der Kerne.

Zacharias (VI, p. 67, 216, 239—244) und Tröndle (III, p. 721) haben die Chemie der Kerne studiert und sich auch bei *Spirogyra* damit beschäftigt. Beide Forscher legen großen Wert auf die chemische Untersuchung. Daß unsere Kenntnis der verschiedenen Bestandteile der Kerne nicht tiefer und noch lückenhaft ist, ist nach Zacharias eine Folge der Abneigung, welche die Zellenforscher im allgemeinen bisher der Betätigung auf chemischem Gebiete entgegengebracht haben. Tröndle meint auf Grund seiner auf mikrochemischen Wege erhaltenen Resultate morphologische Streitfragen entscheiden zu können. Zacharias benutzte bei seiner Untersuchung der Kerne besonders 0,2 %ige Salzsäure, künstlichen Magensaft, Farbstoffe, konzentrierte Salzsäure, verdünnte Kalilauge und Salzlösungen. Tröndle benutzte Millons Reagens, Jodjodkaliumlösung, heißes Wasser, konzentrierte Mineralsäuren und Alkalien und wandte weiter noch Autolyse und Verdunklung an. Merkwürdig ist es, daß beide Forscher zu Resultaten gelangt sind, die sehr miteinander im Widerspruch stehen.

Nach Zacharias ist das Kernnuklein der wesentliche Bestandteil der chromatischen Teile des Zellkerns, deshalb des Kerngerüstes und der Chromosomen, und es kommt nach ihm ausschließlich in diesen vor. Die Nukleolen bestehen nach Zacharias aus verdaulichen Eiweißstoffen und Plastin und enthalten kein Nuklein.

Was *Spirogyra* betrifft, so mußte Zacharias auf Grund von mittels der Chromsäuremethode erhaltenen und von ihm selbst bei den ruhenden Kernen kontrollierten und bestätigten Resultaten zugeben, daß zwischen den Nukleolen von *Spirogyra* und denen anderer Pflanzen wohl gewisse Verschiedenheiten bestehen; dennoch aber nahm er auf Grund seiner mikrochemischen Untersuchungen an, daß alle echten Nukleolen, einschließlich derjenigen von *Spirogyra*, in allen daraufhin bisher geprüften Fällen insofern gleichartig seien, als in ihnen Kernnuklein nicht habe nachgewiesen werden können.

Zu ganz anderen Resultaten ist Tröndle gekommen. Nach diesem Forscher gehören die *Spirogyra*-Nukleolen zu den Nukleoproteiden und sind sie der Sitz des Chromatins. Sie stimmen nach ihm chemisch mit den Chromosomen höherer Pflanzen überein, aber überhaupt nicht mit den Nukleolen höherer Pflanzen.

Wenn Forscher hinsichtlich morphologischer Streitfragen bei mikrochemischen Untersuchungen zu so ganz entgegengesetzten Resultaten gelangen, dann kann ich diesen für die Lösung der Frage, ob bei *Spirogyra* die Chromosomen aus dem Kerngerüst oder aus dem Nukleolus entstehen, keinen Wert beilegen. Wenn auch die mikrochemische Untersuchung in vielen anderen Fällen zu überraschenden Resultaten geführt hat, so kann nach meiner Meinung die Frage über die morphologische Natur des Nukleolus bei *Spirogyra* nur durch sorgfältige und lückenlose karyokinetische Untersuchungen gelöst werden.

Bezüglich der mikrochemischen Untersuchungen der beiden obengenannten Forscher bemerke ich, daß sie sehr verschiedene Objekte verglichen haben: Nukleolen höherer Pflanzen, an denen man überhaupt keine Struktur unterscheiden kann, Chromosomen höherer Pflanzen und den Nukleolus von *Spirogyra*, der eine sehr komplizierte Struktur hat und einem Kern gleichsteht. Das Faden- oder Netzwerk des Nukleolus von *Spirogyra* liegt in der Nukleolussubstanz. Bei der mikrochemischen Untersuchung muß man das berücksichtigen, denn die lösende Wirkung von Reagenzien auf bestimmte Bestandteile und deren Fähigkeit, Farbstoffe aufzuspeichern, wird dadurch modifiziert oder aufgehoben.

Tröndle verfährt, wenn er auf Grund seiner mikrochemischen Untersuchungen Schlüsse macht, meiner Meinung nach nicht mit genügender Umsicht. Auf Grund einer rotbraunen Farbe, welche der Nukleolus von *Spirogyra* durch Jod annimmt, behauptet Tröndle, daß in demselben ein Kohlehydrat vorhanden sei, ein amidiertes Polysaccharid, womöglich Glykogen. Wenn man berücksichtigt, daß viele Stoffe durch Jod braun gefärbt werden, und daß die braune Farbe, welche Protoplasten und Kerne durch Jod annehmen, bei *Spirogyra* durch den Gerbstoff modifiziert wird, der in der Vakuole vorkommt, aber durch den Protoplast und besonders durch den Nukleolus leicht absorbiert wird, so geht daraus hervor, wie gefährlich es ist, nur auf Grund einer rotbraunen Farbe auf das Vorhandensein eines besonderen chemischen Körpers zu schließen. Die Kerne und besonders die Nukleolen von *Spirogyra* können durch Jod verschieden gefärbt werden, nicht nur gelb oder braun, sondern unter bestimmten Verhältnissen selbst schön rotviolett, während auch alle zwischen gelb und rotviolett liegenden Farben auftreten können (van Wisselingh, XIII, p. 172 und 173, XV, p. 21 und 22). Wie ich nachgewiesen habe, spielt die Absorption von Gerbstoff dabei eine große Rolle. Die Violettfärbung ist eine Gerbstoffreaktion, welche sowohl Tannin wie *Spirogyra*-Gerbstoff zeigt.

### Die direkte Kernteilung oder Amitose.

Allgemein nimmt man an, daß in der Natur zweierlei Kernteilung vorkommt, nämlich die Karyokinese, Mitose oder indirekte Kernteilung, und die Amitose oder direkte Kernteilung. Zu der Amitose rechnet man auch die Fragmentation, bei welcher der Kern in mehrere Stücke oder Fragmenten auseinanderfällt.

Die Karyokinese oder Mitose ist ein sehr komplizierter Prozeß. Im Kern und im Zytoplasma finden bedeutende Veränderungen statt und hintereinander entstehen verschiedene, sehr zusammengesetzte Teilungsfiguren. Bei der direkten Kernteilung oder Amitose soll der Kern, nach der gegenwärtigen, noch ziemlich allgemein vertretenen Ansicht, eine einfache Durchschnürung erleiden. Die Struktur des Kernes soll dabei keine Veränderungen

erfahren. Die interessanten Erscheinungen, die man bei der Karyokinese beobachtet, wie die Bildung und die Teilung der Kernplatte und die Entwicklung der Kernspindel, sollen bei der direkten Kernteilung ganz ausbleiben. Die beiden Weisen der Kernteilung müssen dann einen scharfen Kontrast darstellen. Man muß dabei aber berücksichtigen, daß mehrere Autoren annehmen, daß Übergänge zwischen Mitose und Amitose vorkommen, während andere allerlei Abweichungen der Karyokinese beobachtet haben.

Die Mitose oder Karyokinese ist die allgemein verbreitete und wichtigste Teilungsart. Über die Amitose ist anfänglich eine beschränkte Zahl gelegentlicher Beobachtungen erwähnt; später glaubte man, daß es gelungen wäre, die Amitose künstlich hervorzurufen, und danach sind mehrere Abhandlungen erschienen, die sich speziell auf die Amitose beziehen. Ich betone hier nochmals, daß *Spirogyra* ein ausgezeichnetes Objekt ist, um die Frage über die sogenannte Amitose oder direkte Kernteilung zu studieren, weil man bei dieser Pflanze die Kernteilungsprozesse beim lebendigen Objekt studieren kann.

Wenn man bei *Spirogyra* die Karyokinese beim lebenden Objekt studiert, kann man sehr deutlich beobachten, daß der Kern erst dicker wird, daß der Nukleolus Veränderungen erleidet und dem Schein nach ganz verschwindet, daß der Kern plötzlich an den Polen einsinkt und seine scharfe Begrenzung verliert, daß eine Kernplatte entsteht, die sich in zwei Kernplattenhälften spaltet, daß die Kernspindel Veränderungen erfährt, die mit ihrer Auflösung im Zytoplasma enden, daß im Kern Nukleolussubstanz erscheint, daß 1 oder 2 Nukleolen entstehen, und daß sich eine Scheidewand bildet.

Bei *Spirogyra* kann man deshalb bei dem lebenden Objekt schon verhältnismäßig viel von der Kernteilung beobachten, was für das Studium der direkten Kernteilung sehr wichtig ist. Während die Karyokinese bei einem und demselben Objekt gewöhnlich keine bedeutenden Abweichungen zeigt, sind die sogenannte direkte Kernteilung und die Prozesse, die als Übergänge zwischen direkter und indirekter Kernteilung oder als abnormale Karyokinese beschrieben sind, sehr verschieden. Um deshalb eine genaue Vorstellung eines der genannten Prozesse zu erzielen, ist es nötig, dem Prozeß vom Anfang bis zum Ende unter dem Mikroskop auf dem Fuße zu folgen. Bei der Untersuchung von fixiertem Material ist man der Gefahr ausgesetzt, Zustände, welche gar nicht zusammengehören, zu kombinieren. Die Untersuchung des fixierten Materials kann nur zur Ergänzung, zum Studium der Einzelheiten, dienen. Den Verlauf des Prozesses muß man am lebendigen Material studieren. Bei *Spirogyra* macht das keine großen Schwierigkeiten. Zwar geraten die Kerne, während der Bewegungen, welche sie aufführen, manchmal hinter die Chromatophoren und sie sind dann eine Weile weniger deutlich wahrnehmbar, aber das hindert uns in den meisten Fällen doch

nicht, zu einer klaren und lückenlosen Vorstellung des ganzen Prozesses zu gelangen. Dadurch wird aller Zweifel über die Teilungsart ausgeschlossen. Die Frage, ob Amitose oder abnormale Karyokinese vorliegt, kann man mit Bestimmtheit beantworten.

Die ersten Mitteilungen über Amitose bezogen sich auf abnormale Kernteilungsfiguren und abnormale Kerne, die man beim fixierten Material beobachtet hatte, z. B. 2 Kerne, welche eine normale Struktur zeigten, aber durch ein dünnes Zwischenstück verbunden waren. Man hat das Vorkommen solcher Figuren dadurch erklären wollen, daß man annahm, außer der Karyokinese oder Mitose komme noch eine zweite Teilungsart in der Natur vor, die man direkte Kernteilung oder Amitose genannt hat. Als man später Kernteilungsfiguren fand, bei denen das Kerngerüst eine Struktur zeigte, welche einem bestimmten karyokinetischen Zustand entsprach, hat man von Übergängen zwischen Mitose und Amitose geredet. Allmählich entdeckte man noch mehr abnormale Kernteilungsfiguren, welche man auch als Produkte der Amitose und Übergangsformen betrachtete und denen man verschiedene Namen beilegte.

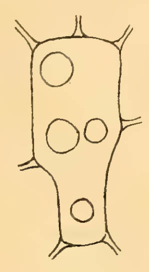


Fig. 68. *Spirogyra triformis.* Großer Kern mit 4 normalen Nukleolen.

Bei *Spirogyra* haben 2 Forscher das Vorkommen der Amitose erwähnt, nämlich Gerassimoff und Nathansohn. Gerassimoff (I, II, III, IV, V, VI) hat umfassende Untersuchungen über den Einfluß, welchen Abkühlung und die Wirkung von Anaestheticis auf die Karyokinese ausüben, angestellt. In sehr zahlreichen Fällen hat er abnormale Karyokinese beobachtet und die Kerne, welche dabei entstehen, beschrieben. Er nimmt aber auch an, in ein paar Fällen Amitose beobachtet zu haben (I, p. 114; II, p. 232 und 238). Nathansohn (I, p. 48) ließ Ätherlösungen auf die Spirogyren einwirken und studierte deren Einfluß am lebendigen Objekt. Er behauptet, daß in den Ätherlösungen keine Karyokinese mehr stattfindet und daß statt derselben Amitose auftritt.

Als ich die Karyokinese bei dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes von *Fritillaria imperialis* und *Leucojum aestivum* studierte, fand ich manchmal Kerne und Kernteilungsfiguren, die mit den Figuren, welche andere Forscher als Produkte von direkter Kernteilung beschrieben hatten, ganz übereinstimmten. Nachdem ich die einzelnen beobachteten Abnormitäten sorgfältig miteinander verglichen hatte, kam ich schon damals zu dem Resultat, daß ich es nicht mit Amitose, sondern mit abnormaler Karyokinese zu tun hatte (III, p. 171 u. f.). Auch andere Forscher, unter anderen Němec (II, p. 730) und Buscalioni (I, p. 276), sind gleichfalls beim fixierten Material zu demselben Resultat gelangt, daß man nämlich die abnormen Kernteilungsfiguren nicht als Amitosen, sondern als abnormale karyokinetische Zustände, betrachten muß.

Wie ich schon oben bemerkte, muß man die sogenannte direkte Kernteilung vor allem am lebendigen Objekt studieren. Deswegen wählte ich *Spirogyra* für das Studium dieses Gegenstandes (VII, p. 201). Wenn ich die Spirogyren während eines oder mehrerer Tage der Einwirkung einer $^1/_{20}$ oder $^1/_{10}$ %igen Chloralhydratlösung in Grabenwasser aussetzte, hörten die karyokinetischen Teilungen auf; bei Übertragung in Grabenwasser traten wieder Karyokinesen auf, aber diese zeigten allerlei Abweichungen. Die Abweichungen waren manchmal nicht wichtig; in anderen Fällen dagegen von großer Bedeutung. Die Teilung der Kernplatte und die Spindelbildung blieben manchmal aus. Bei vielen abnormalen Karyokinesen traten Teilungsfiguren auf, welche vollkommen mit den Zuständen, die mehrere Forscher als Produkte direkter Kernteilung beschrieben hatten, übereinstimmten. Manchmal blieb die eigentliche Kernteilung aus und bildete sich ein großer Kern (Fig. 68, 69 und 58) oder zwei zusammenhängende Kerne (Fig. 57); in anderen Fällen entstanden mehr als zwei Kerne (Fig. 70). Die Tochterkerne, die aus diesen abnormalen Karyokinesen hervorgehen, sind oft in mancher Hinsicht verschieden, nämlich was die Form, die Größe und die Nukleolen betrifft. Einige Kerne haben normale Nukleolen, d. h. *Spirogyra*-Nukleolen, welche man als kleine Kerne betrachten muß, und welche einen oder mehr Nukleolusfäden enthalten; andere haben anstatt derartiger Nukleolen kleine, abnormale, mehr oder weniger kugelförmige oder biskuitförmige Körperchen, aus denen man keine Nukleolusfäden isolieren kann, und von denen manchmal mehrere in einem Kern anwesend sind (Fig. 70). Wenn die Kerne aus verschiedenen, durch dünne Zwischenstücke miteinander verbundenen Teilen zusammengesetzt sind, findet man manchmal in dem einen Teil normale Nukleolen, und in dem anderen die obenerwähnten abnormalen Körperchen (Fig. 58).

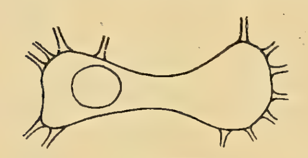


**Fig. 69.**
*Spirogyra triformis.*
**Großer Kern mit einem großen Nukleolus.**

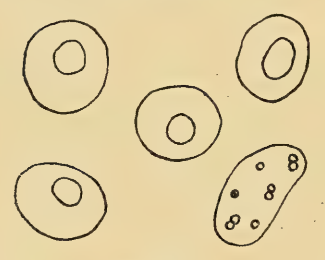


**Fig. 70.**
*Spirogyra triformis.*
**Fünf Tochterkerne.**

Eine große Zahl abnormaler Kernteilungsprozesse habe ich bei *Spirogyra* vom Anfang bis zum Ende beobachtet. Um die Einzelheiten der verschiedenen Stadien zu studieren, habe ich in vielen Fällen, wenn ein Stadium, das ich näher zu untersuchen wünschte, eingetreten war, mit dem Flemmingschen Gemisch fixiert und nach der Chromsäuremethode untersucht.

Ich bin bei dieser Untersuchung zu der festen Überzeugung gelangt, daß alle von mir beobachteten Prozesse abnormale

Karyokinesen waren und daß von einer direkten Kernteilung nicht die Rede sein konnte. Sowohl bei der normalen als bei der abnormalen Karyokinese verschwindet die Kernwand und erfahren das Kerngerüst und die Nukleolen bedeutende Verände-

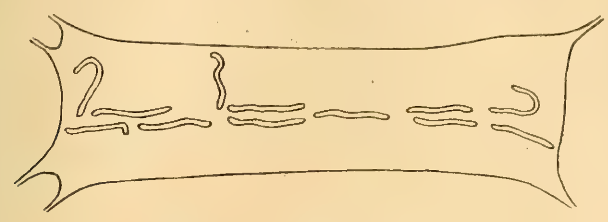


**Fig. 71.** *Spirogyra triformis.*
**Großer Kern mit doppelter Chromosomenzahl und abnormaler Anordnung der Chromosomen.**

rungen, welche bei der normalen und abnormalen Karyokinese vollkommen übereinstimmen. Bei beiden findet eine Verdoppelung der Chromosomenzahl statt. Wenn die eigentliche Kernteilung ausbleibt und Kerne doppelter Größe entstehen, treten

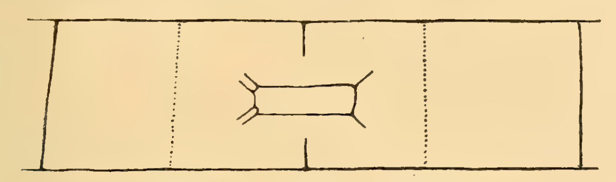


**Fig. 72.** *Spirogyra triformis.*
**Zweikammerige Zelle mit großem Kern. In Teilung, Bildung von zwei Scheidewänden.**

bei der folgenden Karyokinese Teilungsfiguren mit einer doppelten Chromosomenzahl (Fig. 71) auf, und wenn die eigentliche Teilung nochmals ausbleibt, Teilungsfiguren mit einer vierfachen Chromosomenzahl.

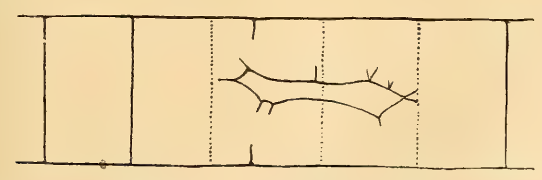


**Fig. 73.** *Spirogyra triformis.*
**Kernlose und großkernige Zelle. In letzterer Bildung von drei Scheidewänden.**

Bei der abnormalen Karyokinese ist die Spindelbildung oft abnormal oder mangelhaft und die Scheidewandbildung unvollständig. Wenn Kerne mit doppelter oder vierfacher Kernmasse sich teilen, können 2 oder selbst 3 Scheidewände entstehen (Fig. 72 und Fig. 73).

Sowohl bei der normalen, als bei der abnormalen Karyokinese beobachtet man eine Folgereihe von karyokinetischen

Zuständen, die bei großer Verschiedenheit in den wichtigsten Punkten übereinstimmen. Hieraus geht hervor, daß es keine 2 ganz verschiedene Kernteilungsprozesse gibt, sondern daß in der Tat nur 1 Prozeß vorkommt. Unter gewissen Verhältnissen kann dieser aber bedeutende Abweichungen zeigen.

Was die durch G e r a s s i m o f f erwähnten Fälle von Amitose bei *Spirogyra* betrifft, so nahm ich (VII, p. 238 u. f.) sowohl

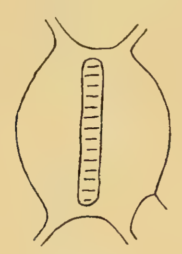


Fig. 74.
*Spirogyra triformis.*
Kernteilung nach Verweilen in Ätherlösung. Metaphase.

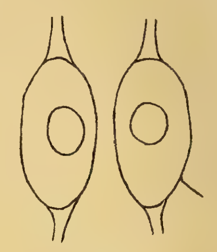


Fig. 75.
*Spirogyra triformis.*
Kernteilung nach Verweilen in Ätherlösung. Annäherung der Tochterkerne.

auf Grund der von G e r a s s i m o f f gemachten, als auch auf Grund meiner eigenen Beobachtungen an, daß der Beweis des Vorkommens von Amitose nicht geliefert war. G e r a s s i m o f f (V, p. 49) ist auf diese Frage zurückgekommen, und hat zugegeben, daß er meine Argumente nicht widerlegen konnte; er enthielt sich aber einer Folgerung in einer oder der anderen Richtung.



Fig. 76.
*Spirogyra triformis.*
Kernteilung nach Verweilen in Ätherlösung. Die Tochterkerne aneinandergedrückt.



Fig. 77.
*Spirogyra triformis.*
Kernteilung nach Verweilen in Ätherlösung. Auseinanderweichen der Tochterkerne.

Ganz anders stehen N a t h a n s o h n und ich, was die Amitose bei *Spirogyra* betrifft, einander gegenüber. N a t h a n s o h n behauptet, daß er in Ätherlösungen Amitose beobachtet hat. Die Karyokinesen hörten nach ihm sofort auf und anstatt derer traten Amitosen auf. Als ich (VII, p. 236 u. f.) die Versuche N a t h a n s o h n s wiederholte, entdeckte ich bald seinen Irrtum. In den Ätherlösungen beobachtete ich nur Karyokinesen, die aber, nachdem die Tochterkerne sich schon vollständig gebildet hatten, eine merkwürdige Abweichung zeigten (Fig. 74, 75, 76

und 77). Diese Abweichung besteht darin, daß die Tochterkerne während der Auflösung der Kernspindel nicht nur ein wenig sich nähern, wie bei der normalen Karyokinese der Fall ist, sondern sehr nahe zusammenkommen oder selbst sich fest aneinander legen. Man kann dann nicht mehr sehen, ob man es mit 1 oder 2 Kernen zu tun hat. Eine Verschmelzung findet aber überhaupt nicht statt, was man dadurch nachweisen kann, daß man bestimmte Lösungen, z. B. Chloralhydratlösung, einwirken läßt, oder das Material fixiert und mit Chromsäurelösung untersucht. Die Kerne bleiben manchmal sehr lange aneinander liegen, aber zuletzt weichen sie doch wieder auseinander. Nathansohn hat letzteres für Amitose und die 2 aneinander gedrückten Tochterkerne für einen einzigen Kern angesehen. Daß eine vollständige Karyokinese vorhergegangen war, ist seiner Aufmerksamkeit entgangen. Nathansohn (II) beharrt jedoch meinen Resultaten gegenüber bei seiner Meinung, daß seine Beobachtungen genau und seine Folgerungen richtig seien. Ich bedauere, daß Nathansohn sich nicht hat entschließen können, seine Versuche zu wiederholen und nicht versucht hat, von Anfang bis zu Ende zu beobachten, was in den *Spirogyra*-Zellen stattfindet. Unnötigem Streit würde dadurch vorgebeugt worden sein. Ein großes Opfer an Zeit verlangt solche Wiederholung der Versuche nicht. Wenn man über gesundes, kräftiges *Spirogyra*-Material verfügt, gelingt es vielleicht schon am 1. Abend, alles, was ich oben erwähnt habe, zu beobachten. Am 1. Abend sah ich in vielen Zellen eine bedeutende Annäherung der Tochterkerne, was mich bereits auf die rechte Spur brachte und eine Anregung zu näherer Untersuchung war. Am 2. Abend konnte ich in vielen Fällen beobachten, daß die Tochterkerne sich näherten, sich fest aneinander legten und später auseinanderwichen.

Um die Prozesse vom Anfang bis zum Ende beobachten zu können, habe ich früher für das Studium der Amitose vor allem lebendiges *Spirogyra*-Material empfohlen. Es versteht sich aber, daß man jedenfalls mit der nötigen Sorgfalt verfahren muß. Wie aus dem Obenerwähnten hervorgegangen ist, kann eine Lücke in den Beobachtungen zu ganz falschen Folgerungen führen. Die vielen Betrachtungen über Amitose, die Nathansohn (I) und Pfeffer (I) an die Untersuchung des erstgenannten Forschers anknüpfen, übergehe ich hier stillschweigend, weil dieser Forscher überhaupt keine Amitose beobachtet hat.

Wenn Kerne aufeinander folgende Zustände durchlaufen, welche in verschiedenen Fällen mehr oder weniger verschieden sind, wie dies bei der abnormalen Kernteilung der Fall ist, dann ist es, wenn man ausschließlich fixierte Zustände untersucht, sehr schwer, richtige Kombinationen zu machen und eine genaue Vorstellung von den Prozessen zu bekommen, welche in den lebendigen Objekten stattfinden. Im Zusammenhang hiermit ist es merkwürdig, daß verschiedene Forscher die Entstehung ähnlicher Kernfiguren auf so ganz verschiedene Weise erklärt haben. Während man vorher 2 Kerne, die durch ein dünnes

Zwischenstück verbunden waren, allgemein als ein Stadium der direkten Kernteilung betrachtete, werden in der letzten Zeit derartige Zustände auch als Kernverschmelzungen beschrieben, also das genaue Gegenteil von dem, was man anfänglich annahm.

Von Němec (I, II), Smolák (I) und Blazek (I) sind Publikationen erschienen, welche über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen handeln, oder in welchen Mitteilungen über diesen Gegenstand vorkommen. Durch Einwirkung von Chloralhydrat, Benzoldämpfe und Kupfersulfat auf die Wurzel von *Vicia faba* und andere Objekte erhielten sie verschiedene abnormale Zustände. Němec erklärt die Entstehung vieler dieser Zustände für die Folge abnormaler Kernteilung, aber zum Teil betrachtet er auch ungeschlechtliche Kernverschmelzung als die Ursache ihrer Entstehung. In fixiertem Material fand er große Zellen mit einer Anlage einer Scheidewand und 2 Kernen und auch große Zellen mit einer Anlage einer Scheidewand, aber mit 1 großen Kern. Auf Grund dieser Beobachtungen nimmt Němec Kernverschmelzung an. Smolák nimmt auf Grund ähnlicher Beobachtungen bei fixiertem Material auch Kernverschmelzung an. Nach meiner Meinung können die Kernfiguren, die Němec und Smolák als Kernverschmelzungen beschrieben haben, durch abnormale Karyokinese entstanden sein, und darf man aus Untersuchungen an fixiertem Material nicht schließen, daß in den lebendigen Objekten Kernverschmelzungen stattfinden. Bei abnormaler Karyokinese kommt es oft vor, daß statt 2 Kernen 1 großer oder 1 zusammengesetzter, manchmal handelförmiger oder in der Mitte eingeschnürter Kern entsteht, welche Erscheinung mit einer unvollständigen Scheidewandbildung verbunden ist. In meiner Vermutung, daß Němec mit abnormaler Karyokinese zu tun hatte, werde ich durch die Mitteilungen von Němec selbst bestärkt. 17 Stunden nach dem Auswaschen des Chloralhydrats fand Němec große Kerne und sogenannte zusammenschmelzende Kerne, nebst Kernfiguren mit doppelter Chromosomenzahl; nach 24 Stunden fand er auch Kernfiguren mit normaler Chromosomenzahl und nach 42 und 78 Stunden ausschließlich Kernfiguren mit normaler Chromosomenzahl.

Bei *Spirogyra* fand ich auch, daß die ersten Teilungen, welche nach der Übertragung aus der Chloralhydratlösung ins Grabenwasser auftraten, am meisten abnormal waren, und daß später wieder normale auftraten. Bei den ersten Teilungen bleibt die eigentliche Kernteilung manchmal aus, während doch eine Verdoppelung der Chromosomenzahl stattfindet. Das Vorkommen von Chromosomen in den Kernfiguren zeigt, daß es karyokinetische Stadien sind. Den Beweis des Vorkommens ungeschlechtlicher Kernverschmelzung hat Němec durch seine Versuche und Beobachtungen nach meiner Meinung nicht geliefert.

Aus den vorigen Seiten geht hervor, daß Untersuchungen an lebendigem *Spirogyra*-Material verschiedene Fragen allgemeiner Bedeutung, wie die Frage über Amitose, Kernverschmelzung und abnormale Karyokinese, beleuchten können.

## Die Karyokinese oder Mitose.

### Die Kernwand.

Die meisten Forscher, welche annehmen, daß der ruhende *Spirogyra*-Kern eine Wand hat, glauben, daß dieselbe während der Karyokinese ganz resorbiert wird. Allein Tangl (I, p. 275) nimmt nur Resorption an den Endflächen an, und glaubt, daß der übrige Teil der Wand sich an der Bildung des Verbindungsschlauches beteiligt. Nach Tangl besteht dieser aus 2 Blättern, von denen das äußere vom mittleren Teile der Kernwand, das innere von der Hüllhaut des Nukleolus gebildet wird, und aus den Verbindungsfäden, welche sich an der Innenseite befinden. Diese Vorstellung ist sehr unwahrscheinlich und mit allen Beobachtungen und Ansichten von anderen Forschern im Widerspruch.

Nach Strasburger (IV, p. 9 und 10) gewinnt die Kernwand bedeutend an Dicke und wird später ganz resorbiert. Das Dickerwerden der Kernwand in der Prophase erwähnen andere Forscher nicht, und ich selbst habe davon nie etwas beobachten können. Allgemein hat man gefunden, daß die Resorption früh anfängt, daß sie vor der Teilung der Kernplatte beginnt oder schon stattgefunden hat. Nach Flemming (I, p. 321) kann sie auch später stattfinden; bei einer rundkernigen *Spirogyra*-Art fand er nach der Teilung der Kernplatte die Kernmembran in voller Dicke erhalten.

Bei fixiertem Material ist es sehr schwer, festzustellen, wann die Resorption der Kernwand anfängt und wann sie geendet ist. Bei einer plattkernigen *Spirogyra* beobachtete ich am lebendigen Objekt, daß der Anschwellung des Kerns in der Prophase plötzlich eine Einsinkung an den Polen folgt (VI, p. 127). Ich nehme an, daß in diesem Augenblick die Resorption so weit fortgeschritten ist, daß die Kernwand aufhört, eine Scheidung zwischen Zytoplasma und Karyoplasma darzustellen, und daß demzufolge beide miteinander in Kontakt kommen. Ich untersuchte lebendiges *Spirogyra*-Material nach der Chloralhydratmethode (VI, p. 120), welche sich auf die Bildung von Plasmablasen um die Kerne und Kernteilungsfiguren gründet, wodurch diese mehr oder weniger vom umringenden Plasma befreit und demzufolge deutlicher wahrnehmbar werden. Bei dieser Untersuchung fand ich, daß die Kernwand vor der Bildung der Kernplatte ganz resorbiert wird.

Einige Forscher nehmen an, daß die Kernwand zytoplasmatischer Natur ist. Nach Berghs (II, p. 72) ist sie nur ein Zytoplasmaschichtchen; nach Strasburger (IV, p. 159 und 214) wird sie aus dem Zytoplasma gebildet und nach Meunier (I, p. 386) entsteht sie im Zytoplasma und schließt sie bei ihrer Bildung Zytoplasma ein, das demzufolge Karyoplasma wird.

Ich halte es zwar nicht für unwahrscheinlich, daß die Kernwand zytoplasmatischer Natur ist und daß sie, wie die Kernspindel, jedesmal neu aus dem Zytoplasma entsteht, aber ich

muß dazu bemerken, daß es auch bei *Spirogyra* sehr schwer ist, durch Beobachtungen an frischem oder fixiertem Material festzustellen, woraus die Kernwand gebildet wird. Auch die Frage, wann sich bei den Tochterkernen eine Wand bildet, ist schwer zu lösen. Es kommt mir vor, daß solches schon frühzeitig stattfindet, nämlich vor der Erscheinung der Nukleolussubstanz. Wenn beim Anfang der Karyokinese die Kernwand resorbiert wird, löst sich auch die Nukleolussubstanz, welche manchmal außerhalb des Kerns gelangt, bald auf. Im Zusammenhang hiermit halte ich es für wahrscheinlich, daß, wenn in den Tochterkernen wieder Nukleolussubstanz erscheint, eine Kernwand vorhanden ist, weil jene sonst sofort beim Entstehen unter dem Einfluß des Zytoplasmas sich wahrscheinlich auflösen würde und sich in den Tochterkernen nicht ansammeln könnte.

In Verbindung mit der Entstehung der Kernwand bei *Spirogyra* will ich hier noch die neue Theorie von Stomps (I, p. 127 u. f.) über die Bildung der Kernwand bei *Spinacia oleracea* L. besprechen. Nach Stomps entsteht die Kernwand aus Vakuolen, die sich zwischen die Chromosomen der künftigen Tochterkerne drängen, größer werden und die Chromosomen umgeben. Auf diese Weise erklärt Stomps die Bildung der Kernwand, die dann in der Tat nach seiner Auffassung ein Tonoplast oder eine Vakuolenwand oder eigentlich ein Komplex zahlreicher Vakuolen wäre. Ich halte es für sehr unwahrscheinlich, daß bei *Spirogyra* die Kernwand wesentlich von denen der höheren Pflanzen verschieden sein sollte. Darum will ich hier die Frage beantworten, ob es möglich ist, daß sie bei *Spirogyra* auf ähnliche Weise entstehen kann, wie sie nach Stomps bei *Spinacia oleracea* entsteht. Nach menier Meinung muß diese Frage entschieden verneint werden; denn bei *Spirogyra* kann man die Kernwand überhaupt nicht als eine Vakuolenwand oder ein Tonoplast betrachten. Die Kernwand besteht daselbst aus einer ganz anderen Substanz als die Wände, welche zwischen Vakuolen vorkommen oder dieselben umgeben. Wie ich oben nachgewiesen habe, ist schon die physische Natur der Kernwand eine ganz andere als die einer Vakuolenwand.

Nach meiner Meinung muß man, um die Resorption und die Entstehung der Kernwand zu studieren, nicht nur fixiertes Material beobachten, sondern auch spezielle Methoden ersinnen und anwenden, und zwar solche, bei welchen die Kernwand deutlich wahrnehmbar wird, z. B. muß man versuchen, mit Hilfe von Reagenzien in dem lebendigen Material Veränderungen hervorzurufen.

### Die Kernspindel.

Wie allgemein bekannt, ist die Kernspindel ein Gebilde, das während der Karyokinese erscheint und wieder verschwindet. Die Untersuchungen über die Entstehung der Kernspindel haben bei verschiedenen pflanzlichen und tierischen Objekten zu verschiedenen Resultaten geführt. Was *Spirogyra* speziell anbetrifft, so gehen die Ansichten der Autoren auch sehr auseinander.

Strasburger (I, p. 328; II, p. 570 und 572; III, p. 45 und 288; IV, p. 9—13, p. 76 u. f., p. 213 und 214) hat bei verschiedenen pflanzlichen Objekten, unter welchen auch *Spirogyra*, angenommen, daß die Kernspindel zytoplasmatischer Natur ist. Tangl (I, p. 275, 276 und 285) und Mitzkewitsch (I, p. 118 und 119) sind bei *Spirogyra* zu ähnlichen Resultaten gelangt. Die Spindelfasern entstehen nach Strasburger im Zytoplasma, das sich an den Polen des Kerns sammelt, und dringen von 2 entgegengesetzten Seiten durch die Kernwand. Flemming (I, p. 318 u. f.) meinte, daß er vor dem Verschwinden der Kernwand die Spindelfasern im Kern beobachten konnte, und nahm an, daß die Kernspindel aus achromatischer Substanz des Kerns entstehe. Zacharias (II, p. 337; III, p. 438; V, p. 253; I, p. 280) ist auf Grund mikrochemischer Untersuchungen bei verschiedenen Objekten und bei *Spirogyra* zu dem Resultate gelangt, daß die Kernspindel aus Substanz, welche im Kern anwesend ist, gebildet werde und daß die Nukleolen sich an der Bildung der Spindelfasern beteiligen.

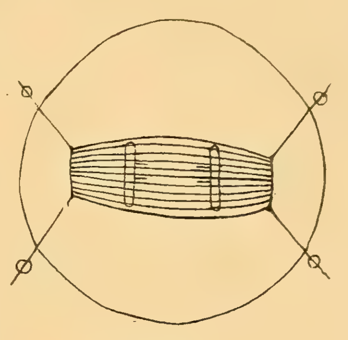


Fig. 78.
*Spirogyra triformis.*
Kernspindel in einer Plasmablase.

Nach Strasburger (IV, p. 9—13 und p. 213 und 214) kommen in der fertigen Spindel zweierlei Spindelfasern vor, nämlich solche, welche durch Verwachsen der von beiden Seiten in den Kern eindringenden Spindelfasern entstanden sind und die Äquatorialebene durchsetzen, und kürzere, welche das nicht tun und an der Kernplatte befestigt sind.

Beim Studieren der Kernspindel habe ich selbst (VI, p. 115) eine besondere Methode angewandt, welche darin besteht, daß infolge der Einwirkung von Chloralhydrat das Zytoplasma um die Kernfigur eine Blase bildet und der Kern vom umringenden Plasma befreit wird. In der Mitte der Blase befindet sich dann die Kernfigur (Fig. 78). Die Spindelfasern kann man viel deutlicher sehen als vor der Bildung der Blase. Ich kam bei meinen Untersuchungen zu dem Resultat, daß die Kernspindel in dem den Kern umringenden Zytoplasma entsteht und daß man die Spindelfasern schon vor dem Verschwinden der Kernwand deutlich im Zytoplasma nachweisen kann. Auch konnte ich beobachten, daß die Kernspindel anfangs mehrpolig ist und später durch Zusammenfügung der Pole zweipolig wird, und daß es nicht zweierlei Spindelfasern gibt, kurze und lange, sondern nur solche, welche von dem einen Pol nach dem anderen laufen. Die Spindelfasern umgeben erst den Kern und später die Kernplatte und Kernplattenhälften. Sie dringen nicht von 2 entgegengesetzten Seiten in den Kern ein, und bei der fertigen Spindel laufen sie nicht durch den Kern oder die Kernplatte. Es gibt keine Gründe,

um einen direkten Zusammenhang zwischen dem Verschwinden der Nukleolen und der Bildung der Spindelfasern anzunehmen. Letztere kann man bei *Spirogyra* schon unterscheiden, wenn die Kernwand noch intakt ist und die Nukleolen noch anwesend sind.

Mehrpolige Kernspindeln, welche in zweipolige übergehen, hat auch Karsten (I, p. 7) bei *Spirogyra* beobachtet, nämlich bei den Karyokinesen, die in den Zygoten auftreten. Andere Forscher erwähnen nicht, daß bei *Spirogyra* die Spindel anfänglich mehrpolig ist.

Die Teilung der Kernplatte und das Auseinanderweichen der Kernplattenhälften, die sich währenddessen zu Tochterkernen entwickeln, hat besonders die Aufmerksamkeit der Forscher erregt. Strasburger (IV, p. 16 u. f.) nahm an, daß zwischen den beiden Kernplattenhälften ein osmotisch wirksamer Stoff vorhanden sei, der eine Vergrößerung des Verbindungsschlauches oder des Zytoplasmamantels verursacht, wodurch die beiden Kernplattenhälften auseinanderweichen. Der Beweis, daß man die Erscheinung in der Tat auf diese Weise erklären muß und daß keine andere Erklärung möglich ist, wird aber von Strasburger nicht geliefert. Später hat Strasburger (V, p. 139) selbst eine andere Erklärung gegeben. Nach dieser spielen die Spindelfasern eine bedeutende Rolle bei dem Auseinanderweichen der Kernplattenhälften. Zumal gilt das von den kurzen Spindelfasern oder Zugfasern, welche an der Kernplatte angeheftet sind. Durch Zusammenziehung ziehen sie die Kernplattenhälften oder die Tochterchromosomen auseinander und nach den Polen der Spindel hin, während die langen Spindelfasern oder Stützfasern, die von dem einen Pole nach dem anderen laufen, zur Stütze dienen. Alfred Fischer (I, p. 252) hat die Meinung von Strasburger bestritten, aber Strasburger (VI, p. 55) hat sie verteidigt. Im allgemeinen hat sie jedoch keinen Eingang gefunden (vergl. E. Küster, I, p. 759). Weil ich (VI, p. 129) selbst bei *Spirogyra* nur lange Spindelfasern gefunden habe (Fig. 78) und nicht, wie Strasburger, lange und kurze, kann ich natürlich seine Ansicht nicht teilen.

Stomps (I, p. 127 u. f.) hat, auf Grund einer Untersuchung über die Kernteilung bei *Spinacia oleracea*, das Auseinanderweichen der Kernplattenhälften auf die Aktivität von Vakuolen zurückgeführt. Auch diese Erklärung hat bei mir keinen Eingang finden können. Sie ist in Widerspruch mit dem, was ich bei *Spirogyra* feststellen konnte, und auf folgendes herauskommt:

Die Kernplatte ist von der Spindel umgeben und beide befinden sich zusammen in einer Plasmamasse, die mittels der Aufhängefäden an ihrer Stelle gehalten wird, welche mit der Mitte der großen Vakuole oder der Zelle ungefähr übereinstimmt. In dieser zentralen Plasmamasse findet die Teilung der Kernplatte statt und fängt das Auseinanderweichen der Kernplattenhälften an. Die Plasmamasse dehnt sich in der Richtung der Achse aus,

was gleichzeitig mit dem Wachstum der Spindelfasern vor sich geht. Darnach hat man zwischen den Kernplattenhälften Vakuolen nachweisen können, die von der Seite zwischen die Spindelfasern eindringen (vergl. Moll, I, p. 31 und T. II, Fig. 34; van Wisselingh, VI, p. 132). Darauf verteilt sich die Plasmamasse in mehrere Plasmastränge, welche sich auswärts biegen und an den Polen zusammenkommen. Die Kernplattenhälften, aus welchen sich währenddessen die Tochterkerne entwickeln, wandern nach den Polen der Spindel. Die Kernteilungsfigur nimmt unterdessen bedeutend an Umfang zu. Nachher kommt

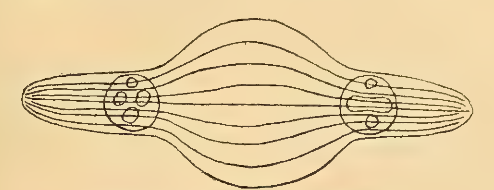


**Fig. 79.** *Zygnema cruciatum.*
Kernspindel.

die Spindel mit der nach innen fortwachsenden Scheidewand in Kontakt und offenbar hat sie dann bald ihre Funktion verrichtet. Sie löst sich allmählich im Zytoplasma auf. Die Tochterkerne nähern sich dann gewöhnlich ein wenig. Der Rest der Spindel bildet meistens noch eine Zeitlang einen Plasmastrang zwischen den beiden Tochterkernen. Unterdessen schließt sich die Scheidewand. Zuletzt verschwindet auch der Rest der Spindel im Zytoplasma. Dies sind in Kürze die verschiedenen zusammengehendenund aufeinnanderfolgenden Erscheinungen, welche mit dem Auseinanderweichen der Kernplattenhälften zusammenhängen. Ich halte es jetzt noch für unmöglich, eine vollständige und befriedigende Erklärung von dem Komplex der Erscheinungen zu geben. Auch meine ich, daß es unrichtig ist, die Ursache des Auseinanderweichens auf einen einzigen Faktor zurückzuführen, z. B. auf die Tätigkeit der Vakuolen. Ich glaube, daß verschiedene Faktoren dabei eine Rolle spielen. Auf ein paar dieser Faktoren will ich die Aufmerksamkeit lenken:

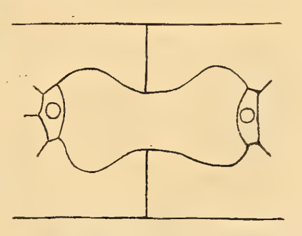


**Fig. 80.** *Spirogyra.*
Telophase nach Tangl.

Nach meiner Meinung spielt die Kernspindel bei dem Auseinanderweichen der Kernplattenhälften eine bedeutende Rolle. Auf Grund meiner Beobachtungen bei *Spirogyra* muß ich die Spindelfasern als elastische Körperchen betrachten. Während sie in die Länge wachsen, biegen sie sich auswärts. Bei *Zygnema cruciatum* (Fig. 79) (van Wisselingh, XIV, p. 10) und bei einer durch Tangl (I, Fig. 20) untersuchten *Spirogyra* sind die Spindelfasern besonders zwischen den Tochterkernen stark

auswärts gebogen. Derartige Krümmungen beweisen, daß die Spindelfasern elastisch sind. Die Biegung der Spindelfasern wird nicht aufgehoben, wenn die Spindel sich in Plasmastränge verteilt, was man zumal bei *Spirogyra* deutlich beobachten kann. Ein osmotisch wirkender Stoff innerhalb der Spindel kann deshalb die Biegung nicht verursachen. Die Kernspindel wird bei einigen *Spirogyra*-Spezies durch die Entwicklung der Scheidewand in der Mitte eingedrückt, so daß sie sanduhrförmig wird (Tangl, I, Fig. 80). Auch diese Erscheinung deutet die Elastizität der Spindelfasern an.

Die Elastizität der Kernspindel, beziehungsweise der Spindelfasern, hat sich besonders bei meinen Zentrifugalversuchen gezeigt (XI, p. 146). Wenn durch Zentrifugieren das Plasma gegen eine der Scheidewände gedrückt wird, behält die Spindel ihre Gestalt, wächst weiter, drängt das Plasma auf die Seite und kommt

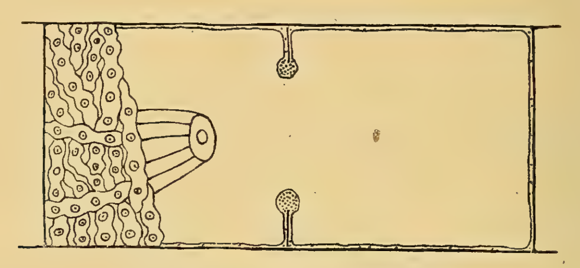


**Fig. 81.** *Spirogyra triformis.*
**Kernteilung und Scheidewandbildung nach Zentrifugieren.**

oft mit einem seiner Pole aus der Plasmamasse zum Vorschein (Fig. 81).

Meiner Meinung nach befördert die Kernspindel auf zweierlei Weise das Auseinanderweichen der Kernplattenhälften und Tochterkerne, erstens dadurch, daß sie in die Länge wächst, wodurch die Kernplattenhälften weiter auseinandergehen, und zweitens dadurch, daß sie an Umfang zunimmt. Hierdurch findet eine Verschiebung der Kernplattenhälften oder Tochterkerne längs den Spindelfasern statt. Besonders, was ich bei *Zygnema cruciatum* (Fig. 79) (XIV, p. 10) beobachtete, bestärkt mich in dieser Ansicht. Wie obenerwähnt, biegen die Spindelfasern sich bei dieser Alge stark auswärts, während die Kernplattenhälften oder Tochterkerne mit den Spindelfasern in Kontakt bleiben. Wo die Kernplattenhälften oder Tochterkerne sich in der Spindel befinden, werden die Spindelfasern demzufolge zusammengehalten. Die Ausdehnung der Spindel und ihr Kontakt mit den Kernplattenhälften oder Tochterkernen verursachen zusammen, daß, je nach der Erweiterung des mittleren Teiles der Spindel, die Kernplattenhälften oder Tochterkerne sich längs den Spindelfasern in die Richtung der Pole verschieben.

Bei *Spirogyra* und in anderen Fällen zeigt die Spindel meist keine besondere Erweiterung in der Mitte wie bei *Zygnema*, aber es versteht sich, daß eine gleichmäßige Ausdehnung schon an sich das Auseinanderweichen der Kernplattenhälften und Tochterkerne befördern muß.

Meiner Meinung nach beschleunigt die Entwicklung der Kernspindel nicht nur das Auseinanderweichen der Kernplattenhälften und Tochterkerne, sondern sie verursacht und garantiert auch, daß jeder Tochterkern in eine der beiden Tochterzellen gelangt. Sie beschleunigt nicht allein, sondern reguliert auch das Auseinanderweichen, wie aus folgendem hervorgeht:

Bei *Spirogyra* ist die Spindel kräftig entwickelt, und darauf führe ich zurück, daß die Tochterkerne sofort an ihre Stellen in der Mitte der Tochterzellen gelangen. Bei *Closterium* (van Wisselingh, XII, p. 422) ist die Spindel nicht so kräftig entwickelt als bei *Spirogyra*. Sie scheint wohl kräftig genug, um den Tochterkernen eine Stelle in jeder der Tochterzellen zu sichern, aber die Tochterkerne gelangen nicht sofort an ihre gehörigen Stellen. Wenn nach der Kernteilung die Spindel sich im Zytoplasma auflöst, nähern sich die Tochterkerne und sie legen sich dann an beide Seiten der gerade gebildeten Scheidewand. Danach müssen sie einen großen Weg zurücklegen, um ihre Stelle zwischen den beiden Chromatophoren zu erreichen.

Wenn man bei *Spirogyra* z. B. durch Einwirkung von Chloralhydrat abnormale Karyokinese verursacht (van Wisselingh, VII, p. 218 u. f.), so kann man feststellen, daß die Spindelbildung ausbleibt oder mangelhaft ist. In solchen Fällen zeigt sich stets eine gehinderte, unvollständige oder mangelhafte Kernteilung. Demzufolge entstehen große oder zusammengesetzte Kerne, oder die gebildeten Tochterkerne kommen miteinander in Kontakt und bleiben lange aneinander liegen. Nach meiner Meinung weisen die obenerwähnten Erscheinungen auf einen Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Kernspindel und dem Auseinanderweichen der Kernplattenhälften und Tochterkerne. Die Kernspindel ist beim fixierten Material Chromsäurelösungen gegenüber resistenter als das Zytoplasma (vergl. van Wisselingh, IX, p. 142, Fig. 3 und 5). Mittels ihrer Anwendung gelingt es, die Spindel mit der Kernplatte, den Kernplattenhälften oder den Tochterkernen aus dem Zytoplasma abzusondern. Chemisch gibt es deshalb einen Unterschied zwischen dem Zytoplasma und den Spindelfasern, und physisch ebenfalls, denn, wie obenerwähnt, sind die Spindelfasern im Gegensatz zu dem Zytoplasma, elastisch. Wenn man mit Hilfe verdünnter Chloralhydrat- oder Phenollösungen das die Kernspindel umringende Zytoplasma zum Aufschwellen bringt, werden die Spindelfasern in der durch das Zytoplasma gebildeten Blase deutlich wahrnehmbar. Es zeigt sich, daß das Zytoplasma eine ganz andere Beschaffenheit als die Spindelfasern hat. Das Zytoplasma bewegt sich, solange es noch lebendig ist. Es ist flüssig. Die Spindelfasern leisten den

Bewegungen des Zytoplasmas Widerstand. Die Spindel behält ihre Form (Fig. 78). Die Spindelfasern sind nicht, wie das Zytoplasma, flüssig, sondern eher fest. Wenn sie flüssig wären, so könnte die Spindel während der kräftigen Bewegungen, welche Chloralhydrat und Phenol im Zytoplasma verursachen, höchstwahrscheinlich ihre Form nicht beibehalten. Die Kenntnis der chemischen und physischen Beschaffenheit der Kernspindel ist wichtig für das Studium ihrer Funktion.

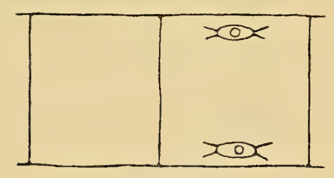


**Fig. 82.**
*Spirogyra triformis.*
**Rechts Zelle mit 2 Kernen in der Medianebene.**

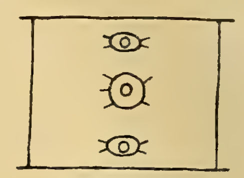


**Fig. 83.**
*Spirogyra triformis.*
**Zelle mit 3 Kernen in der Medianebene.**

Außer dem Wachstum und der Elastizität der Kernspindel gibt es noch andere Faktoren, welche auf das Auseinanderweichen der Kernplattenhälften und Tochterkerne Einfluß ausüben, was aus folgendem hervorgeht: Wenn bei *Spirogyra* durch Zentrifugieren der Kern und die Chromatophoren von ihrer Stelle gerückt worden sind, zeigt es sich, daß in der Zelle Kräfte vorhanden sind, welche beide so viel als möglich wieder nach ihren ursprünglichen Stellen zurückführen. Der Kern erhält wieder seine Lage

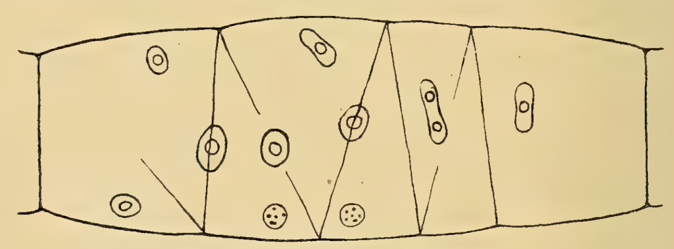


**Fig. 84.** *Spirogyra triformis.*
**Große Zelle mit 10 Kernen.**

ungefähr in der Mitte der Zelle (van Wisselingh, XI, p. 150). Dies muß auf eine Wechselwirkung zwischen dem Kern und dem Protoplast zurückgeführt werden. Auch gibt es eine Wechselwirkung zwischen den Kernen, wenn mehr als 1 Kern in einer Zelle anwesend ist. Wenn bei abnormaler Karyokinese 1 Zelle mit 2 oder mehr Kernen entsteht, welche sich beieinander befinden, so gehen die Kerne, auch wenn die Spindel sich schon im Zytoplasma aufgelöst hat oder wenn die Spindelbildung ausgeblieben ist, allmählich auseinander. Dieser Prozeß geht im Vergleich mit dem Auseinanderweichen der Tochterkerne, die sich in einer Kernspindel befinden, sehr langsam vor sich.

In zwei- und dreikernigen Zellen bekommen die Kerne gewöhnlich eine Stellung in der Medianebene einander gegenüber oder in gleicher Entfernung (Fig. 82 und Fig. 83) (Gerassimoff, II, p. 220). In sehr großen *Spirogyra*-Zellen, welche zufolge wiederholter abnormaler Karyokinese entstanden sind, und z. B. 10—12 Kerne enthalten (van Wisselingh, XI, p. 153), verbreiten die Kerne sich so gleichmäßig in der Zelle, daß es schließlich in dem Protoplast ebensoviel Einflußsphären als Kerne gibt (Fig. 84).

Wodurch die Kräfte erregt werden, welche alles, was in einer *Spirogyra*-Zelle anwesend ist, an seiner Stelle halten, und, nach Verschiebung durch äußere Einflüsse, womöglich wieder nach seiner ursprünglichen Stelle zurückführen und die Kerne, wenn 2 oder mehr in einer Zelle vorhanden sind, auseinanderbringen, diese Frage kann vorläufig noch nicht mit Erfolg beantwortet werden. Als festgestellt dürfen wir annehmen, daß in einer *Spirogyra*-Zelle Kräfte wohnen, welche das Auseinandergehen der Kerne (der Tochterkerne und der Kerne in mehrkernigen Zellen) verursachen, und daß die Kernspindel während der Karyokinese das Auseinanderweichen der Kerne befördert und reguliert.

### Die Kernplatte.

Was uns beim Studium der Karyokinese wohl am meisten interessiert, ist die Kernplatte. Ihre Untersuchung hat bei *Spirogyra* viele Meinungsverschiedenheiten veranlaßt. Einige Forscher meinen, daß die Kernplatte aus dem Kerngerüst, andere, daß sie aus dem Nukleolus entsteht, während ich selbst annehme, daß sowohl das Kerngerüst als der Nukleolus sich an ihrer Bildung beteiligen.

Durch die Untersuchung einer aus England erhaltenen Spezies, welche neue Tatsachen ans Licht brachte, ist es für mich wenigstens zum Teil erklärbar geworden, wie es kommt, daß die Resultate der verschiedenen Forscher so sehr auseinandergehen. Die verschiedenen Spezies zeigen nämlich, was die Kernplatte betrifft, große Unterschiede. In einigen Fällen tritt die Rolle, welche das Kerngerüst, in anderen die Rolle, welche der Nukleolus bei der Karyokinese spielt, in den Vordergrund. Daher kommt es meiner Meinung nach, daß einige Forscher annehmen, daß die Kernplatte aus dem Kerngerüst, und andere, daß sie aus dem Nukleolus entstehe. Bei allen von mir untersuchten Spirogyren habe ich aber mit Hilfe meiner Chromsäuremethode nachweisen können, daß beide sich an der Bildung der Kernplatte beteiligen.

Ich gebe nachstehend eine Übersicht der Resultate, zu welchen die verschiedenen Forscher und ich selbst gekommen sind. Ich werde die Resultate anderer Forscher und die meinigen miteinander vergleichen, besonders diejenigen, welche bei naheverwandten Formen der Karyokinese erzielt sind, um soviel wie möglich die Meinungsverschiedenheiten zu erklären:

Nur 3 Forscher haben bei *Spirogyra* Karyokinesen beschrieben, bei welchen eine Kernplatte mit 12 deutlichen Chromosomen zur Entwicklung kommt; nämlich Strasburger bei *Spirogyra polytaeniata* (IV, p. 11 u. f.), Moll bei *Sp. crassa* (I, p. 18 u. f. und p. 28 u. f.) und ich selbst bei *Sp. crassa* (II, p. 204 u. f.) (dasselbe Material, das Moll studiert hat) und bei *Spirogyra triformis* (IV, p. 361 u. f.). Die Chromosomen liegen alle in ihrer ganzen Länge in einer Ebene, eine Eigentümlichkeit, welche nur bei *Spirogyra* vorzukommen scheint.

Die Resultate der 3 genannten Forscher gehen sehr auseinander. Nur in einem wichtigen Punkt gibt es bis zu einem gewissen Grade Übereinstimmung, nämlich darin, daß aus dem Kerngerüst 12 Chromosomen entstehen. Bis zu einem gewissen Grade, sage ich; denn, wenn man einigermaßen weiter in die Sache durchdringt, dann zeigt es sich, daß ihre Ansichten nicht übereinstimmen.

Nach Strasburger entstehen die 12 Chromosomen ausschließlich aus dem Kerngerüst. Von dem Nukleolus erwähnt er nur, daß er verschwindet, wenn die Chromosomen schon ziemlich dick sind. Daraus darf man schließen, daß Strasburger nicht annahm, daß der Nukleolus sich an der Bildung der Chromosomen beteiligt. Früher hatte er (III, p. 246) bei *Spirogyra nitida* angenommen, daß Substanz des Nukleolus in die Chromosomen aufgenommen wird. In keinem einzigen Fall hatte er aber behauptet, daß organisierte Elemente aus dem Nukleolus sich an der Bildung der Chromosomen beteiligen. Es ist Strasburger entgangen, daß der Nukleolus von *Spirogyra* ganz etwas anderes ist als die Nukleoli bei höheren Pflanzen, und daß er sich in Wirklichkeit als ein kleiner Kern in einem größeren Kern darstellt. Strasburger hat demzufolge nicht vermutet, daß der Nukleolus bei *Spirogyra* eine wichtige Rolle bei der Karyokinese spielt, welche erst später durch Anwendung einer neuen Untersuchungsmethode (Chromsäuremethode) ans Licht gekommen ist. Da Strasburger zu geringe Aufmerksamkeit dem Nukleolus von *Spirogyra* schenkte, ist in seinen Untersuchungen über die Karyokinese genannter Pflanze eine große Lücke geblieben.



Fig. 85.
*Spirogyra crassa.*
Umgefallene Kernplatte mit 12 Chromosomen.

Wie Strasburger, kam ich zu dem Resultat, daß aus dem Kerngerüst sich 12 Chromosomen entwickeln (Fig. 85). Ich konnte dabei feststellen, daß nicht das ganze Kerngerüst sich an der Bildung der Chromosomen beteiligt, sondern daß ein Teil ein feines, fadenähnliches Netzwerk zwischen den Chromosomen und um dieselben bildet. Die Chromosomen sind in der Kernplatte durch feine, fadenförmige Verbindungen miteinander verbunden, und deshalb stellt die Kernplatte ein Ganzes

dar. Weiter konnte ich feststellen, daß 2 Chromosomen sich dadurch von den anderen unterscheiden, daß sie meist etwas länger und an einem Ende etwas dünner sind, und daß man aus dem verdünnten Ende ein kleines, längliches, fadenförmiges Körperchen isolieren kann, wenn man das mit dem Flemmingschen Gemisch fixierte Material der Einwirkung einer Chromsäurelösung aussetzt. Das fadenförmige Körperchen leistet dann der Einwirkung der Chromsäurelösung länger Widerstand, als der übrige Teil des Chromosoms. Bei eingehenderem Studium der Karyokinese zeigte es sich, daß die kurzen, fadenförmigen Körperchen die beiden modifizierten und sehr klein gewordenen Nukleolusfäden waren, welche mit dem Chromosomen verbunden sind. Diesen Zusammenhang habe ich bei einer großen Anzahl karyokinetischer Stadien, welche auf die Bildung der Chromosomen Beziehung hatten, beobachten können (Fig. 65). Diese 2 kleinen Körperchen sind das einzige, was von dem ganzen Nukleolus oder den beiden Nukleolen übrig bleibt, denn die Nukleoluswand und die Substanz, welche neben den Nukleolusfäden im Nukleolus vorkommt, lösen sich ganz auf. Wenn die Kernplatte sich in 2 Kernplattenhälften teilt, spalten die Chromosomen sich der Länge nach und auch die kleinen Nukleolusfädchen spalten sich auf diese Weise. Am vorderen Ende bleiben letztere gewöhnlich etwas länger miteinander verbunden. Zwischen den Kernplattenhälften sieht man demzufolge oft 1 oder 2 fadenförmige Verbindungen (Fig. 86). Wenn die Kernplattenhälften schließlich ganz voneinander loskommen, ziehen die ausgereckten Nukleolusfädchen sich allmählich zusammen (vergl. van Wisselingh, II, Fig. 19 und 20).

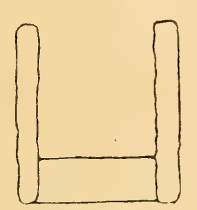


Fig. 86.
*Spirogyra crassa.*
Zusammenhängende Kernplattenhälften.

Moll (I, p. 28) ist beim Studium der Karyokinese von *Spirogyra* zu einer ganz eigentümlichen Ansicht gekommen. Er nimmt an, daß das Kerngerüst einen langen Faden bildet, und daß das Chromatin aus dem Nukleolus in diesen Faden übergeht. Nach Moll teilt der Faden sich in 12 Stücke, welche die Chromosomen der Kernplatte werden. Die Ansichten von Moll hat besonders Zacharias (IV) bestritten. Zacharias betonte, daß Molls Schlüsse nicht berechtigt sind, wenn auch seine Präparate unter Anwendung aller Hilfsmittel der modernen Technik hergestellt worden sind. Ich selbst kann Zacharias nur beistimmen. Weder aus dem Text, noch aus den Figuren von Moll kann man denn auch hinreichende Gründe für die Richtigkeit seiner Annahme der merkwürdigen Wanderung des Chromatins schöpfen. Meine eigenen Beobachtungen sind auch mit den Ansichten von Moll in Widerspruch. So habe ich z. B. überhaupt nichts beobachten können von einer Teilung des Kernfadens in 12 Segmente. Man kann feststellen, daß in dem Kern allmählich lange, einigermaßen perlenschnurförmige Fäden ent-

stehen, welche kürzer und dicker werden und schließlich die Chromosomen darstellen. Von einer Segmentation habe ich nichts bemerken können. Von Anfang an kann man mehrere Kernfäden unterscheiden. Wenn sie kürzer geworden sind und es demzufolge möglich ist, sie zu zählen, kann man feststellen, daß sie 12 an der Zahl sind.

Bei einer *Spirogyra*-Spezies, nämlich bei *Sp. triformis* (IV, p. 361 u. f.), stellte ich fest, daß anstatt 12 sich 6 deutliche Chromosomen bilden (Fig. 87). Unter diesen 6 Chromosomen gibt es 2, die auf ganz dieselbe Weise wie bei *Spirogyra crassa* sich von den übrigen unterscheiden. Außer der Chromosomenzahl stimmt die Karyokinese mit 6 Chromosomen in allen Einzelheiten mit der mit 12 Chromosomen überein (Fig. 88 und Fig. 89).

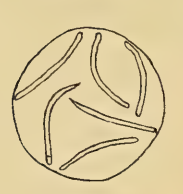


**Fig. 87.**
*Spirogyra triformis.*
**Umgefallene Kernplatte mit 6 Chromosomen.**

Während man bei 3 *Spirogyra*-Spezies Kernplatten mit deutlichen, ziemlich großen Chromosomen, die in einer Ebene liegen, beobachtet hat, gibt es mehr Fälle, bei denen man in der Kernplatte nicht solche Chromosomen, sondern kleine, kurze Körperchen, welche mit ihren Enden nach den Polen gerichtet sind, gefunden hat. Was letztere Fälle betrifft, so bemerke ich,

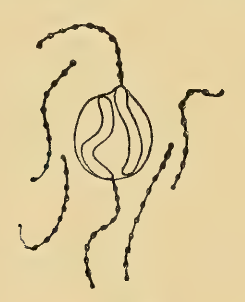


**Fig. 88.**
*Spirogyra triformis.*
**Prophase. Nukleolus mit den 2 Nukleolusfäden und die 6 perlenschnurähnlichen Kernfäden aus dem Kern isoliert.**



**Fig. 89.**
*Spirogyra triformis.*
**Prophase. 2 Nukleolen, jeder mit einem Nukleolusfaden und die 6 perlenschnurähnlichen Kernfäden aus dem Kern isoliert.**

daß die Ansichten der Forscher über die Struktur der Kernplatten verschieden sind.

Strasburger (II, p. 524) erwähnt von *Spirogyra majuscula,* daß die Kernplatte aus Stäbchen zusammengesetzt zu sein scheint, in Wirklichkeit aber ein Kernfaden ist, welcher zahlreiche Windungen senkrecht zur Äquatorialebene gebildet hat. Die Kernplatte von *Spirogyra nitida* beschreibt Strasburger (III, p. 246) als feinfadenähnlich, während die von *Spirogyra crassa* (II, p. 186) mit der von *Sp. majuscula* übereinstimmen soll.

Flemming (I, p. 316) hat eine rundkernige und eine plattkernige *Spirogyra* untersucht und beobachtete in der Kernplatte langgereckte Elemente von feinkörnigem Habitus. Tangl (I, p. 278) sah bei *Spirogyra* auch Stäbchen in der Kernplatte.

Meunier (I, p. 384) berichtet über Stäbchen, welche im Kreise geordnet sind. Dazu muß ich bemerken, daß Meunier keine Kernplatten von der Fläche aus beobachtet hat, und daß es dann nicht möglich ist, mit Bestimmtheit zu sagen, auf welche Weise die Stäbchen geordnet sind. Wenn man bei *Spirogyra* Kernplatten, in welchen stäbchenähnliche Elemente vorkommen, nicht nur in vertikaler Lage, sondern darnach auch von der Fläche aus beobachtet, dann zeigen die Stäbchen sich als Punkte, die über die ganze Oberfläche der Kernplatte verbreitet sind. Die Stäbchen sind deshalb nicht im Kreise geordnet.

Bei *Spirogyra subaequa* und *Sp. jugalis* sah Mitzkewitsch (I, p. 107, 114 und 117) längliche oder kugelförmige Körner, welche durch fadenähnliche Substanz miteinander verbunden sind. Bei *Sp. subaequa* beträgt nach Mitzkewitsch die Zahl der Körner 24. Er nennt sie Chromosomen. Nach Merriman ist die Kernplatte bei *Sp. crassa* (I, p. 327) aus kurzen Fäden und granulöser Substanz und bei *Sp. bellis* (II, p. 322) aus mehr und weniger tingierbarer Substanz zusammengesetzt.

Berghs (II, p. 72) beobachtete bei einer *Spirogyra*, welche der *Sp. nitida* ähnlich war, in der Kernplatte 12 kleine, kurze Chromosomen, welche nach ihm die wahren Chromosomen sind, und 2 Gruppen von 6 größeren, länglichen mit der Kernachse gleichlaufenden Körperchen, die er auch Chromosomen nennt, und an denen die wahren Chromosomen befestigt sind.

Karsten (I, p. 7) konnte in den karyokinetischen Figuren in den Zygoten von *Spirogyra* kleine, kurze Chromosomen wahrnehmen. Nach Karsten besitzt die haploide Generation 14, die diploide 28 Chromosomen.

Aus den Veröffentlichungen von Macfarlane (I, p. 216) über *Spirogyra nitida* und von Degagny (VI, p. 365) über *Sp. setiformis* habe ich nicht schließen können, welche Ansicht die genannten Forscher über die feinere Struktur der Kernplatte haben.

Selbst untersuchte ich (II, p. 218 u. f.; IV, p. 367 u. f.; diese Abhandlung, p. 275 u. f. und p. 281 u. f.) verschiedene Spirogyren, bei denen die Karyokinese ohne Bildung von deutlichen, verhältnismäßig großen Chromosomen verläuft, dagegen kleine, mehr oder weniger stäbchenähnliche Körperchen in der Kernplatte vorkommen, welche nach den Polen gerichtet sind. Ihre Anzahl ist manchmal sehr bedeutend, und, von der Fläche aus gesehen, scheint die Kernplatte dann fein getüpfelt (Fig. 13, 90 und 91). Wenn man die Kernplatte in vertikaler Stellung betrachtet, scheint sie quergestreift (Fig. 12, 29 und 92). Durch feine, fadenförmige Verbindungen sind die stäbchenförmigen Körperchen

miteinander verbunden. Außer diesen Körperchen konnte ich in allen Fällen noch andere Elemente in der Kernplatte nachweisen, nämlich sehr kleine fadenförmige Körperchen, welche sich bei dem durch das Flemmingsche Gemisch fixierten Material Chromsäurelösung gegenüber durch größere Resistenz unterscheiden. Im *Spirogyra*-Material, das ich unter dem Namen *Sp. crassa* empfing, kommen in der Kernplatte 2 solche Körperchen vor. Dieses ist auch der Fall bei *Sp. triformis* und *Sp. condensata* (Fig. 90, 12 und 13). Bei *Sp. setiformis* kommen mehrere derartige Körperchen vor (Fig. 91 und 92) und bei *Sp. dubia* 11, von denen 1 doppelt so lang ist als die anderen (Fig. 30).

Bei allen untersuchten Spirogyren, bei welchen die Karyokinese ohne Bildung größerer Chromosomen verläuft, habe ich daher auch gefunden, daß in der Kernplatte immer zweierlei Elemente vorkommen, nämlich kurze, gerade, mehr oder weniger stäbchenähnliche, welche meist in großer Zahl anwesend und mit ihren Enden nach den Polen gerichtet sind, und 2 oder mehr

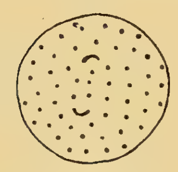


**Fig. 90.**
*Spirogyra triformis.*
**Umgefallene Kernplatte.**

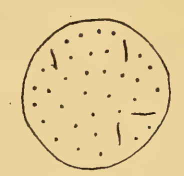


**Fig. 91.**
*Spirogyra setiformis.*
**Umgefallene Kernplatte.**



**Fig. 92.**
*Spirogyra setiformis.*
**Kernplatte.**

sehr kleine, fadenförmige Körperchen, die sich durch größere Resistenz Chromsäure gegenüber unterscheiden.

Wie obenerwähnt, gelangte auch Berghs zu dem Resultat, daß in der Kernplatte zweierlei Elemente oder Chromosomen anwesend sind. Daß andere Forscher bei *Spirogyra* nicht etwas ähnliches gefunden haben, muß man dem zuschreiben, daß die kleinen, fadenförmigen, resistenteren Körperchen sehr klein sind, und man sie nur bei einer sehr sorgfältigen Untersuchung entdecken kann. Hat man sie aber mit Hilfe der Chromsäuremethode einmal gefunden, so findet man sie bei weiterer Untersuchung regelmäßig wieder.

Nicht allein über die Struktur, sondern auch über die Entstehung der Kernplatte gehen die Ansichten der Forscher weit auseinander. Nach Strasburger entsteht bei *Spirogyra majuscula, Sp. nitida* und *Sp. crassa* die Kernplatte aus dem Kerngerüst, während die Nukleolussubstanz in die Chromosomen übergeht. Nach Degagny entsteht bei *Spirogyra setiformis* die Kernplatte auch aus dem Kerngerüst. Andere Forscher, Flemming, Tangl, Meunier, Berghs und Karsten, nehmen dagegen an, daß die Kernplatte aus dem Nukleolus entstehe. Mitzkewitsch erwähnt, daß bei *Spirogyra*

*jugalis* die Kernplatte aus dem Nukleolus entstehe, und daß bei *Sp. subaequa* das Kerngerüst und der Nukleolus sich an ihrer Bildung beteiligen. Die Beobachtungen von Macfarlane weichen sehr von allen anderen ab, weshalb ich sie außer Betracht lasse.

Nach Merriman beteiligen sich bei *Spirogyra crassa* das Kerngerüst und der Nukleolus an der Bildung der Kernplatte. Sie sollen zusammen das Spirem bilden, aus welchem die Kernplatte, die aus kurzen Fäden und granulöser Substanz zusammengesetzt sei, entstehe. Die kurzen Fäden sollen aus dem Gerüst und die granulöse Substanz aus dem Nukleolus hervorgehen. Die Gründe, welche Merriman für diese Folgerungen beibringt, entbehren meiner Meinung nach hinreichender Beweiskraft. Auch bei *Spirogyra bellis* sollen nach Merriman das Kernplasma und der Nukleolus sich an der Bildung der scheibenförmigen Kernplatte beteiligen.

Die Untersuchungen, die ich selbst bei 5 verschiedenen Spirogyren anstellte, führten zu dem Resultat, daß die Hauptmasse der Kernplatte immer aus dem Kerngerüst entsteht, während die kleinen Körperchen, welche sich durch größere Resistenz Chromsäure gegenüber unterscheiden, immer aus dem Nukleolus hervorgehen.

Die Beobachtungen und Resultate einiger Forscher werde ich weiter unten miteinander und mit den meinigen vergleichen. Bei 2 dicken, plattkernigen Spirogyren, *Sp. crassa* und *Sp. triformis,* fand ich, daß die Hauptmasse der Kernplatte aus dem Kerngerüst entsteht, während die 2 kleinen, fadenförmigen Körperchen (Fig. 90), die sich durch mehrere Resistenz Chromsäure gegenüber unterscheiden, aus den beiden Nukleolusfäden entstehen. Die Nukleoluswand und die Substanz, welche neben den Nukleolusfäden im Nukleolus oder in den 2 Nukleolen vorkommt, lösen sich auf. Die 2 kleinen, resistenteren Fädchen oder Körperchen sind deshalb das einzige, was während der Karyokinese vom Nukleolus übrig bleibt.

Bei einer dünneren *Spirogyra, Sp. condensata,* konnte ich feststellen, daß sie große Übereinstimmung mit den beiden vorigen hat. In dem Nukleolus kommt ein Gerüst oder Netzwerk vor, das 2 Fäden bildet, aus welchen die 2 kleinen, fadenförmigen Körperchen entstehen, die sich durch größere Resistenz Chromsäure gegenüber unterscheiden, und die man in der Kernplatte wiederfinden kann (Fig. 13).

Wenn die Kernplatte sich in 2 Teile teilt, erfahren die resistenteren Körperchen eine Längsspaltung; an dem einen Ende bleiben die Spaltungshälften während einiger Zeit miteinander verbunden, so daß sie eine zeitweilige Verbindung zwischen den Kernplattenhälften bilden (Fig. 15, 86 und 93) (van Wisselingh, II, Fig. 37 und 38).

Wie obenerwähnt, konnte ich bei jener Karyokinese, welche die Bildung von 12 oder 6 größeren Chromosomen zeigt, 2 Körperchen wahrnehmen, welche mit den vorhin beschriebenen völlig

übereinstimmten. Andere Forscher erwähnen die 2 kleinen, fadenförmigen Körperchen überhaupt nicht. Doch haben 3 Forscher, nämlich Flemming (I, Taf. IVa, Fig. 56), Strasburger (II, Fig. 167) und Moll (I, Taf. II, Fig. 34), dieselben abgebildet, ohne zu vermuten, welche bedeutende Rolle sie bei der Karyokinese spielen.

Bei *Spirogyra setiformis* fand ich mehrere kleine, fadenförmige Körperchen in der Kernplatte, die sich durch größere Resistenz Chromsäure gegenüber unterscheiden (Fig. 91). In dem Nukleolus kommt ein Fadenwerk oder Netzwerk vor, aus dem nach aller Wahrscheinlichkeit die Körperchen entstehen. In der Prophase kann man aus dem Nukleolus bald 2 Fäden, bald mehrere fadenförmige Stücke isolieren, welche durch feine Verbindungen miteinander verbunden sind. Außer den Chromsäure gegenüber resistenteren Fädchen löst sich während der Karyokinese der ganze Nukleolus auf. Es ist mir früher bei *Spirogyra setiformis* nicht gelungen, die Rolle, welche diese Körperchen während des weiteren Verlaufs der Karyokinese spielen, genau festzustellen. Außer diesen Körperchen entsteht bei *Sp. setiformis* die Kernplatte aus dem Kerngerüst. Auch Degagny (VI, p. 637) nimmt an, daß bei *Sp. setiformis* die Kernplatte aus dem Kerngerüst entsteht.

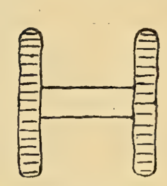


Fig. 93.
*Spirogyra triformis.*
**Zusammenhängende Kernplattenhälften.**

Meine obenerwähnten Beobachtungen weichen besonders von denen Meuniers und Berghs ab. Lange blieb es für mich unerklärlich, daß das Studium der Karyokinese bei *Spirogyra* nicht nur zu ganz verschiedenen Folgerungen führte, sondern daß auch die bezüglichen Beobachtungen und Abbildungen der verschiedenen Autoren so verschieden waren. Durch das Studium einer aus England empfangenen *Spirogyra* gelangte ich zu der Überzeugung, daß die Karyokinese bei *Spirogyra* noch größere Unterschiede bietet, als ich früher vermutete. Die aus England empfangenen *Spirogyra, Sp. dubia,* hat viel mehr Anknüpfungspunkte mit den Untersuchungen von Meunier und Berghs als die oben behandelten Spirogyren.

Nach Meunier (I, p. 381 u. f.) kommt aus dem Nukleolus ein schlangenförmiger Körper hervor, der sich in mehrere Stücke teilt und die stäbchenförmigen Körperchen liefert, aus denen die Kernplatte zusammengesetzt ist. Berghs (II, p. 72) sah während der Prophase 12 Chromosomen aus dem Nukleolus kommen.

Eine Erscheinung, die mit den obenerwähnten Erscheinungen, welche Meunier und Berghs beobachteten, Übereinstimmung zeigt, konnte ich bei *Spirogyra dubia* studieren. Ich untersuchte eine Anzahl aufeinander folgende Stadien und kam dabei zum Resultat, daß in der Prophase fadenförmige Elemente aus dem Nukleolus kommen und sich in dem Kern verbreiten (Fig. 26

und 28). Auch beobachtete ich mehrere Stadien, bei denen anstatt mehrerer fadenförmiger Stücke nur ein einziger Faden vorhanden war (Fig. 26 und 27), so daß ich zu der Überzeugung gelangte, daß ein langer Faden sich in eine Anzahl Stücke teilt. Dieser lange Faden entsteht aus dem Netz- oder Fadenwerk, das in dem Nukleolus vorkommt. Die Zahl der fadenförmigen Stückchen beträgt 11, von denen 1 doppelt so lang ist als die übrigen (Fig. 30). In der Kernplatte findet man diese fadenförmigen Stückchen als feine Fädchen, die sich durch größere Resistenz Chromsäure gegenüber unterscheiden, wieder. Nach Berghs besteht bei *Spirogyra nitida* die Kernplatte außer aus den kurzen fadenförmigen Körperchen, welche er Chromosomen nennt, auch noch aus anderen größeren, länglichen Elementen, welche der Kernachse parallel sind. Auch ich fand solche Elemente bei *Spirogyra dubia* in der Kernplatte, aber während Berghs bei *Spirogyra nitida* annimmt, daß sie auch aus dem Nukleolus hervorgehen, nehme ich bei *Spirogyra dubia* an, daß sie aus dem Kerngerüst entstehen.

Sowohl Berghs als ich nehmen Längsspaltung der kurzen, fadenförmigen Körperchen an. Bei der Teilung der Kernplatte in Kernplattenhälften sah ich Einzelheiten, wie ich sie bei anderen Spirogyren noch nicht beobachtet hatte. Die Kernplattenhälften bleiben gewöhnlich während einiger Zeit durch mehrere ziemlich dicke Stränge miteinander verbunden. Der Rand der Kernplattenhälften ist gezahnt. Die Rolle, welche die Spaltungshälften der 11 kleinen Körperchen während des weiteren Verlaufs der Karyokinese erfüllen, habe ich nicht mit Bestimmtheit feststellen können. Es scheint, daß sie sich in jeder der Kernplattenhälften bald zu einem einzigen Faden vereinigen. Auch erhebt sich die Frage, ob die Teilung des langen Fadens aus dem Nukleolus vielleicht nur scheinbar ist, denn es ist nicht unwahrscheinlich, daß in Wirklichkeit die verschiedenen Stückchen durch sehr feine, schwer oder nicht mehr nachweisbare Fädchen miteinander verbunden bleiben.

Die länglichen Elemente, welche die Kernplatte quer durchziehen und mit ihren Enden nach den Spindelpolen gerichtet sind, erfahren bei der Teilung dem Anscheine nach eine Querspaltung.

Merriman (I, p. 327) ist bei *Spirogyra crassa,* was die Teilung der Kernplatte betrifft, zu einer ganz besonderen Ansicht gelangt. In der Kernplatte soll keine Quer- oder Längsspaltung der zusammensetzenden Teile stattfinden. Wie eine klebrige Masse soll sie sich in 2 Teile trennen, für jeden Tochterkern 14 Chromosomen liefern und ins Protoplasma Chromidien aussenden, welchen Merriman eine bedeutende Rolle zuschreibt. Diese Folgerungen, welche, wie Merriman selbst sagt, sehr von denen anderer Forscher abweichen, stützen sich meiner Meinung nach auf zu wenig Beobachtungen. Auch hat Merriman nachgelassen, mehrere ausführliche Publikationen anderer Forscher über die Karyokinese von *Spirogyra* nach-

zuschlagen. Bei *Spirogyra bellis* ist Merriman (II, p. 322) auch zu der Ansicht gelangt, daß die Komponente der scheibenförmigen Kernplatte, in welcher er 14 Chromatinkörper unterscheiden konnte, keine scharfe Spaltung erfahren.

Ich habe schon erwähnt, daß von den Nukleolen nichts anderes übrig bleibt als 2 oder mehr fadenförmige Körperchen, und daß die Nukleoluswand und die Substanz, die neben den Nukleolusfäden im Nukleolus vorkommt, sich in dem Kern auflösen. Wenn die Nukleoluswand sich auflöst, nimmt der Nukleolus eine unregelmäßige Form an. Die Substanz, welche neben den Nukleolusfäden im Nukleolus vorkommt und meiner Meinung nach flüssig ist, löst sich nach der Auflösung der Nukleoluswand meist bald auf. Bei *Spirogyra setiformis* (van Wisselingh, IV, p. 367, Fig. 17) geht die Auflösung langsamer und verbreitet die Substanz sich in der Form größerer und kleinerer Kugeln in dem Kern (Fig. 64). Degagny (I, p. 282; II, p. 761; III, p. 269; IV, p. 536; V, p. 1397; VI, p. 637) hat wiederholt dieser Erscheinung Erwähnung getan.

## Die Entwicklung der Kernplattenhälften zu Tochterkernen.

Die Kernplattenhälften werden nach der Teilung der Kernplatte kompakte Körperchen; danach bekommen sie wieder




**Fig. 94.** *Spirogyra crassa.* Tochterkerne.

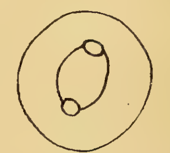
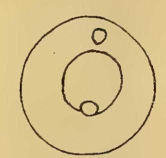



**Fig. 95.** *Spirogyra setiformis.* Tochterkerne.

eine lockere Struktur. Es ist schwierig, genau festzustellen, wann die Kernwand wieder gebildet ist. Zwischen dem Kerngerüst erscheint Nukleolussubstanz. Bei *Spirogyra crassa* (Fig. 94) und *triformis* vereinigt diese Substanz sich zu mehreren Massen; bei *Sp. setiformis* (Fig. 95), *condensata* (Fig. 20) und *dubia* (Fig. 38 und 39) bildet sie bald eine zentrale Masse. Während das Kerngerüst allmählich wieder die feine, gleichmäßige Struktur des ruhenden Kerns erhält, bildet sich der Nukleolus oder die 2 Nukleolen, das heißt die *Spirogyra*-Nukleolen, welche kleinen Kernen ähnlich sind. Bei *Spirogyra crassa* (Fig. 94) (van Wisselingh, II, 213 und 220), *triformis* (van Wisselingh, IV, p. 366 und 369) und *condensata* (Fig. 20) (diese Abhandlung, p. 275 u. f.) werden die beiden Chromsäure gegenüber resistenteren Fädchen der Kernplatte kurze dicke Körperchen. Sie entwickeln sich in der Nukleolussubstanz zu einem Faden- oder Netzwerk. Die Nukleolussubstanz bildet mit den beiden Fäden 1 oder 2 Nukleolen, einen mit 2 Nukleolusfäden oder 2 Nukleolen mit je 1 Nukleolusfaden.

Bei *Spirogyra setiformis* (Fig. 95) (van Wisselingh, IV, p. 371 und 372), wo mehrere Chromsäure gegenüber resistentere Fädchen in der Kernplatte vorkommen, findet man in den Tochterkernen, wie bei den obenerwähnten Spirogyren, doch nur 2 kurze, dicke Körperchen, welche sich mit der zentralen Masse vereinigen und sich in derselben zu einem Netz- oder Fadenwerk entwickeln. Selten kommen bei *Spirogyra setiformis* 2 Nukleolen zur Entwicklung.

Bei *Spirogyra dubia* (diese Abhandlung, p. 281 u. f.) fängt an 1, 2 oder mehr Stellen der zentralen Masse die Entwicklung des Faden- oder Netzwerks an (Fig. 38, 39, 40, 41 und 42). Außerhalb der zentralen Masse habe ich bei *Sp. dubia* keine besonderen Körperchen unterscheiden können, während das bei anderen Spirogyren nicht schwer ist. Die Nukleolen bekommen bei den verschiedenen Spezies eine Wand und eine kugelförmige oder etwas abgeplattete Gestalt. Oft bilden sich Vakuolen in denselben (Moll, I, p. 27; van Wisselingh, II, p. 202). Die Beteiligung der Nukleolusfäden an der Bildung der Nukleolen hat, außer mir selbst, kein einziger Forscher beschrieben und doch habe ich sie bei allen von mir untersuchten Spirogyren mit Gewißheit feststellen können. Ich schreibe dieses zumal der Anwendung der verschiedenen Untersuchungsmethoden zu. Die Nukleolussubstanz und die Nukleolusfäden in der Form von kurzen, dicken Körperchen oder ausgewachsenen Fäden kann man mit Hilfe der Chromsäuremethode scharf voneinander unterscheiden, weil die Resistenz Chromsäure gegenüber verschieden ist. Bei der Anwendung von Tinktionsmethoden zeigen die Nukleolen sich gewöhnlich als dunkle Massen und man kann dann in diesen die feinen, in Entwicklung begriffenen Fäden nicht unterscheiden. Auch von dem Unterschied zwischen Massen Nukleolussubstanz und den Nukleolusfäden in der Form kurzer, kompakter Körperchen kann man an gefärbten Präparaten nichts bemerken.

## Zentrosomen.

De Wildeman (I, p. 594; II, p. 19) hat bei *Spirogyra nitida* und *Sp. jugalis* Attraktionssphäre (Zentralkörper, Zentrosomen) gefunden. Bei allen vor mir untersuchten Arten habe ich derartige Körper nicht nachweisen können. Es scheint, daß andere Forscher sie ebensowenig gesehen haben. Sie tun derselben wenigstens keine Erwähnung.

## Die Scheidewandbildung.

Die Scheidewandbildung ist im Pflanzenreich oft eng mit der Kernteilung verbunden; manchmal findet jeder der beiden Prozesse für sich statt. *Spirogyra* und *Cladophora*, bei welchen zwei Algen die Scheidewandbildung an der Längswand anfängt und in zentripetaler Richtung weitergeht, können für diese 2 Fälle als Beispiele dienen; *Spirogyra* als Beispiel für den Zusammenhang zwischen beiden Prozessen und *Cladophora* als Beispiel für das

Gegenteil. Von dem Zusammenhang beider Prozesse und von dem Einfluß des Kerns auf die Scheidewandbildung sind bei *Spirogyra* einige Einzelheiten bekannt geworden, die ich hier unten erwähne.

Nie hat man bei *Spirogyra* Scheidewandbildung ohne Kernteilung beobachtet, wohl dagegen Kernteilung ohne Scheidewandbildung. Nicht allein in den Zygoten, sondern auch in den somatischen Zellen kann Kernteilung ohne Zellteilung stattfinden, was die Bildung von zwei- und bei Wiederholung des Prozesses von vierkernigen Zellen veranlaßt. Einmal zeigte sich diese Erscheinung in hohem Maße in einer meiner *Spirogyra*-Kulturen (V, p. 378). Später ist es mir gelungen, der Scheidewandbildung auf künstlichem Wege vorzubeugen, nämlich dadurch, daß ich die *Spirogyra*-Zellen, bevor die Kernteilung anfing, während einiger Zeit in einer Antipyrin- oder Coffeinlösung verweilen ließ, also durch zeitweiliges Festlegen des Gerbstoffes (Fig. 96) (XIII, p. 205). Durch Antipyrin oder Coffein wird der Gerbstoff präzipitiert und nach Übertragung in Wasser (Grabenwasser) löst das Präzipitat sich wieder auf. Die Kernteilung verläuft unter diesen Verhältnissen auf gewöhnliche Weise, während die Zellteilung ausbleibt.

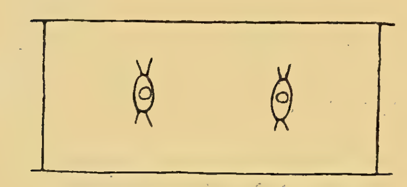


Fig. 96. *Spirogyra maxima.* Zweikernige Zelle durch Festlegen des Gerbstoffes entstanden.

Interessant ist bei *Spirogyra* der Einfluß des Kerns auf die Scheidewandbildung. Es hat sich gezeigt, daß die Rolle, welche der Kern bei der Scheidewandbildung spielt, auch darin besteht, daß er die Stelle bestimmt, wo die Scheidewand sich bilden wird (van Wisselingh, XI, p. 165 u. f.). Diesen Einfluß übt er nicht während der Karyokinese aus, sondern vorher. Es gelang mir, dies durch Zentrifugalversuche auf folgende Weise festzustellen. Wenn man während der Kern- und Zellteilung die karyokinetische Figur und die Chromatophoren durch Zentrifugieren an eine der Scheidewände drückt, sammelt sich nach einiger Zeit wieder Plasma an dem Innenrand der sich bildenden Scheidewand, die dann weiterwächst und schließlich die Zelle in eine kernlose und eine zweikernige Zelle teilt (Fig. 82). Danach lagern sich an der dünnen, primären Scheidewand, die bei verschiedenen Spezies zellulosearm oder zellulosefrei ist, zellulosereiche Membranschichten, welche überall die Zellwand an ihrer Innenseite bedecken (vergl. van Wisselingh, VIII). Wenn man unmittelbar, bevor die Scheidewandbildung anfängt, die Chromatophoren mit dem Kern durch Zentrifugieren nach einer der Scheidewände verschiebt, so bildet sich die neue Scheidewand an der normalen Stelle, nämlich ungefähr in der Mitte der Zelle, in derselben Ebene, in welcher der Kern sich vor dem Zentrifugieren befand. Wenn die Kernteilung geraume Zeit nach dem Zentrifugieren stattfindet, während der Kern sich noch in der Nähe einer der Scheidewände befindet,

so bildet die neue Scheidewand sich nicht in der Mitte der Zelle, sondern in geringerem Abstand von der nächstliegenden schon vorhandenen Scheidewand (Fig. 97), und, wie unter normalen Verhältnissen, in der Äquatorialebene der karyokinetischen Figur. Auf diese Weise entstehen 2 Tochterzellen von sehr verschiedener Länge. Aus diesen Versuchen geht hervor, daß der Kern bei *Spirogyra* Einfluß ausübt auf die Stelle, an welcher die Scheidewand sich bilden wird. Es versteht sich, daß alle Versuche nicht genau zu demselben Resultat führen. Es kommt vor, daß die Scheidewandbildung unvollständig ist, und auch, daß an 2 Stellen in der Zelle unvollständige Scheidewandbildung stattfindet, nämlich ungefähr in der Mitte der Zelle und in der Äquatorialebene der karyokinetischen Figur. Letzterer Zustand bildet einen Übergang zwischen dem normalen und dem obenbeschriebenen abnormalen, das heißt zwischen Scheidewandbildung ungefähr in der Mitte der Zelle und derjenigen bei einer der alten Scheidewände. Der Einfluß des Kerns hat sich in diesem Fall über 2 Stellen verteilt.

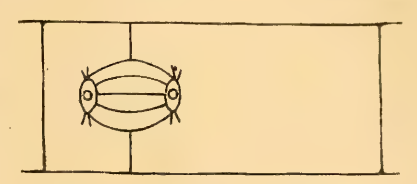


Fig. 97. *Spirogyra triformis.*
Kernteilung und Scheidewandbildung nicht in der Mitte der Zelle.

Merkwürdig ist der Einfluß, welchen Kerne von doppelter und vierfacher Größe auf die Scheidewandbildung haben (van Wisselingh, VII, p. 223 u. f. und p. 235). In Zellen mit 1 Kern doppelter Größe sah ich fast immer 2 Scheidewände entstehen (Fig. 72 und 98). Äußerst selten kommt dies in einer Zelle mit 1 Kern gewöhnlicher Größe vor. In Zellen mit 1 Kern vierfacher Größe sah ich selbst 3 Scheidewände gleichzeitig entstehen (Fig. 73). Es scheint mir, daß der Einfluß des Kerns auf die Stelle der Scheidewandbildung mit der Stellung der Aufhängefäden zusammenhängt. Die großen Kerne sind oft in die Länge gereckt, während die Aufhängefäden nicht von 1 Stelle ausstrahlen, sondern von 2 oder 3.

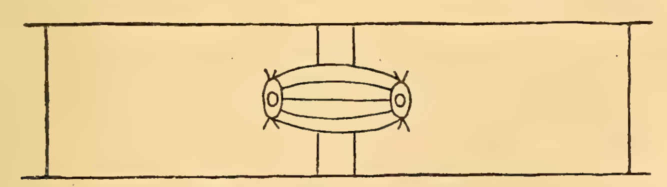


Fig. 98. *Spirogyra triformis.*
Kernteilung mit 2 Scheidewänden.

Bei einigen Spirogyren sitzen an beiden Seiten auf den Scheidewänden eigentümliche zylindrische Zellwandstücke, welche in das Zellumen hineinragen. Im Zusammenhang mit dem Obenerwähnten erhob sich die Frage, ob der Kern bei diesen Spiro-

gyren auch Einfluß auf die Entwicklung der inneren, zylindrischen Zellwandstücke der Scheidewand ausübt. Bei *Spirogyra quadrata* (Hass.) Petit, einer dünnen *Spirogyra*, bei welcher einige Scheidewände zylindrische Stücke tragen (Fig. 99) und andere nicht, stellte ich Zentrifugalversuche an. Durch Zentrifugieren trieb ich in Zellen, die vor der Teilung standen, den Kern mit den Chromatophoren in eins der Zellenden. Während dort die Karyokinese stattfand, bildete sich die Scheidewand an der Stelle, wo vor dem Zentrifugieren der Kern sich befand. Dabei kamen auch die beiden zylindrischen Stücke zur Entwicklung. Die Frage, ob der Kern oder die karyokinetische Figur einen direkten Einfluß auf die Entwicklung dieser Stücke ausübt, muß deshalb verneint werden. Die einzige Abnormalität, welche ich an den Scheidewänden, welche nach dem Zentrifugieren entstanden, beobachtete, bestand darin, daß das zylindrische Stück an der Seite, wo der Kern sich befand, etwas mehr entwickelt war als das andere (Fig. 100).

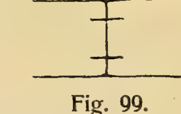


Fig. 99.
*Spirogyra quadrata.*
Normale Scheidewand.

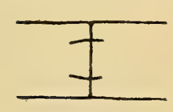


Fig. 100.
*Spirogyra quadrata.*
Scheidewand nach Zentrifugieren entstanden.

## Über das Eintreten der Kern- und Zellteilung.

Gerassimoff (IV) hat die Frage zu lösen versucht, wovon das Eintreten der Kern- und Zellteilung abhängig ist. Nach Gerassimoff ist ein Kern gewöhnlicher Größe fähig, zu wachsen, jedoch im allgemeinen nicht in bedeutendem Grade. Die Vergrößerung der Kernmasse findet hauptsächlich während des Teilungsprozesses statt. Gerassimoff (IV, p. 258; VI, p. 77) nimmt an, daß das Eintreten der Teilung des Kernes und der Zelle sowohl von äußeren als auch von inneren Ursachen abhängt und bei der Gleichheit der übrigen Bedingungen, wahrscheinlich durch den Moment bestimmt wird, in welchem das Verhältnis der Masse des Protoplasmas und der Chlorophyllbänder zur Kernmasse eine gewisse Grenzgröße erreicht hat.

Es versteht sich, daß es unmöglich ist, das Verhältnis der Kernmasse zu der Masse von Zytoplasma und Chromatophoren in Zahlen auszudrücken. Dessen ungeachtet gibt es doch verschiedene Data, welche beweisen, daß die Quantität der Kernmasse und Chromatophoren großen Einfluß auf das Eintreten der Kern- und Zellteilung ausübt. So konnte Gerassimoff (III, p. 216) bei Zellen, welche einen Überfluß an Kernmasse hatten, eine Verspätung der Kern- und Zellteilung feststellen, obgleich das Wachstum dieser Zellen, ihrer Wand, ihrer Chromatophoren und wahrscheinlich auch ihrer Protoplasten kräftiger als bei normalen Zellen war. Derartige Zellen erhielt Gerassimoff dadurch, daß er während der Karyokinese eine plötzliche Abkühlung verursachte, oder Anästhetica einwirken ließ. Neben

einer kernlosen Zelle bildete sich dann eine zweikernige Zelle oder eine Zelle mit 1 großen Kern. Beide Tochterzellen enthielten eine normale Quantität Chromatophorenmasse.

In Übereinstimmung mit der Ansicht Gerassimoffs sind meine Beobachtungen bei chromatophorenreichen und chromatophorenarmen Zellen, welche ich dadurch erhielt, daß ich vor oder während der Kern- und Zellteilung zentrifugierte (XIII, p. 211 u. f.). In den chromatophorenreichen Zellen fand eher Kern- und Zellteilung statt als in den chromatophorenarmen, und in den chromatophorenreichen Tochterzellen wiederholte sich der Prozeß zuerst.

Mit der Ansicht Gerassimoffs sind auch die folgenden Beobachtungen in Übereinstimmung: In mehrkernigen Zellen teilen die Kerne sich alle gleichzeitig, was beweist, daß in dem Protoplast ein gewisser Zustand eingetreten ist, welcher alle Kerne auf ähnliche Weise beeinflußt. In zwei- oder mehrkammerigen Zellen mit 2 oder mehr Kernen kann man aber manchmal bei den Kernteilungen eine kleine Zeitdifferenz konstatieren (van Wisselingh, VII, p. 227). Auf Grund dieser Beobachtung nehme ich an, daß das Zytoplasma in den verschiedenen Kammern etwas verschieden ist, was mit der verschiedenen Quantität der Chromatophoren in den Kammern zusammenhängen kann. Daß außer der Quantität des Zytoplasmas noch andere Faktoren auf die Kern- und Zellteilung Einfluß ausüben können, ist nach Gerassimoff (IV, p. 258) nicht ausgeschlossen. Ich bin damit ganz einverstanden. Es kommt mir vor, daß es lohnend ist, durch neue Untersuchungen die noch unbekannten Faktoren ausfindig zu machen, um tiefer in diesen interessanten Gegenstand einzudringen.

### Über die Chromosomen.

Die Chromosomen erregen schon lange dermaßen das Interesse der Botaniker, daß das Erscheinen von Tischlers (I) Abhandlung über „Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche“ gewiß jedem Botaniker sehr willkommen gewesen sein muß. Die Chromosomen bei *Spirogyra* unterscheiden sich von anderen durch so viele Einzelheiten und sind im Zusammenhang mit einigen Fragen allgemeiner Bedeutung so sehr das Interesse wert, daß es mir erwünscht vorkam, sie hier einer näheren Behandlung zu unterwerfen. Früher nahm man allgemein an, daß das Kerngerüst und die Chromosomen, welche aus demselben entstehen, aus zweierlei Substanz, aus Chromatin und Linin, bestehen. Bei *Spirogyra* gelangte ich (II, p. 201) zum erstenmal zu einem anderen Resultat. Ich wies darauf hin, daß man nicht zweierlei Stoffe unterscheiden kann, von denen der eine Farbstoffe absorbiert und der andere nicht. Bei dem Studium der Karyokinese im Wandbelag des Embryosackes von *Fritillaria imperialis* und *Leucojum aestivum* schenkte ich dieser Frage meine besondere Aufmerksamkeit (III, p. 174). Ich kam dabei wieder zu dem Resultat, daß es keine stichhaltigen Gründe

gibt, anzunehmen, daß das Kerngerüst und die Chromosomen aus zweierlei Substanz bestehen, von denen die eine sich von der anderen durch die Fähigkeit, Farbstoffe zu absorbieren, unterscheidet. Zuerst haben Grégoire und Wygaerts (I, p. 39) in ihrer Abhandlung über die Karyokinese bei *Trillium* meine Ansicht akzeptiert und danach haben mehrere Forscher sie angenommen, auch Lundegårdh (I, p. 177), der vorschlug, die Namen Chromatin und Linin wegfallen zu lassen und durch einen einzigen Namen zu ersetzen, wofür er den Namen Karyotin empfahl. Den Namen Chromosomen hat man für die Körperchen, die man auch Segmente oder Kernfäden nennt, beibehalten, während man die kompakteren Teile des Kerngerüstes, welche in den ruhenden Kernen einiger Pflanzen vorkommen, Karyosomen oder Prochromosomen genannt hat.

Nachdem der Begriff Chromatin fallen gelassen worden ist, muß man auch den Namen Chromosomen als unrichtig ansehen. Ich bin jedoch dafür, ihn beizubehalten, weil er der meist gebräuchliche ist und die anderen obengenannten Namen auch nicht ganz richtig sind, während mit dem Einführen eines neuen Namens auch Schwierigkeiten verbunden sind. Der Name Segmente ist in vielen Fällen unrichtig, weil keine Segmentation eines Kernfadens stattfindet und der Name Kernfäden ist nicht geeignet, weil zwischen den Chromosomen oder dicken Kernfäden noch feine fadenförmige Verbindungen vorkommen. Den Namen Segmente werde ich nur noch bisweilen in Fällen anwenden, in welchen in der Tat eine Segmentation stattfindet.

Im Zusammenhang mit den großen Unterschieden, welche die Chromosomen bei *Spirogyra* zeigen, und mit den verschiedenen Resultaten, zu welchen das Studium der Karyokinese bei *Spirogyra* geführt hat, will ich über das Determinieren der *Spirogyra*-Arten einige Bemerkungen machen. Das erste *Spirogyra*-Material, das ich studierte, bestand aus dicken Fäden. Es war bei Utrecht gefunden; Moll hatte es schon studiert und als *Sp. crassa* bestimmt. In diesem Material traf ich 2 verschiedene Karyokineseformen an, nämlich eine mit 12 ziemlich großen Chromosomen und eine ohne deutliche Chromosomen, aber mit einer großen Anzahl stäbchenförmigen Körperchen in der Kernplatte. Später untersuchte ich dicke *Spirogyra*-Fäden, welche ich bei Steenwyk gefunden hatte. Die Unterschiede, welche diese Fäden untereinander zeigten, waren nicht bedeutend, zumal wenn ich berücksichtige, daß *Spirogyra*-Fäden unter verschiedenen Bedingungen ihr Aussehen manchmal bedeutend modifizieren können. Wie bei den unter dem Namen *Spirogyra crassa* empfangenen Fäden meinte ich es auch hier mit den Fäden einer und derselben Spezies zu tun zu haben. Weil ich diese nicht mit einer der schon beschriebenen Spezies identifizieren konnte, habe ich ihr einen neuen Namen gegeben. Ich nannte sie *Spirogyra triformis*, weil ich dreierlei Karyokineseform unterscheiden konnte, nämlich die beiden bei *Sp. crassa* gefundenen Fo men und überdies Karyokinese mit Bildung von 6 Chromosomen.

Tischler (I, p. 170) bemerkt bezüglich meiner Resultate folgendes: ,,Bei *Spirogyra triformis* würden wir also 2 verschiedene Rassen, var. *univalens* und var. *bivalens* zu unterscheiden haben, falls van Wisselinghs Angaben korrekt sind." Wie obenerwähnt, fand ich nicht 2, sondern 3 Karyokineseformen. Denen bin ich vollkommen sicher. Dagegen sind mir Zweifel aufgestiegen, ob ich es wohl mit einer einzigen Spezies zu tun hatte und ob seinerzeit das Material, das ich unter dem Namen *Spirogyra crassa* empfangen hatte, auch wohl von einer einzigen Spezies herrührte. Das Determinieren von Spirogyren ist oft eine unsichere Arbeit. Oft ist man im Zweifel, welche Spezies man in Händen hat, weil völlige Übereinstimmung mit einer der schon beschriebenen Spezies fehlt. Oft sieht man denn auch einen Namen erwähnt mit der Hinzufügung ,,wahrscheinlich", oder den Namen derjenigen Spezies angegeben, welche am meisten mit der untersuchten Spezies übereinstimmt, oder es ist überhaupt kein Name genannt. Meunier (I), der viele Spezies untersuchte, gibt nur Abbildungen und Nummern, was gewiß die sicherste und vielleicht auch die empfehlungswerteste Methode ist.

Die Merkmale, welche man bei dem Determinieren von Spirogyren beachtet, sind größtenteils wenig konstant. Das ist z. B. der Fall mit der Länge der Zellen, welche, wie sich mir gezeigt hat, bei einer und derselben Spezies sehr verschieden sein kann, was von den äußeren Bedingungen abhängig ist (van Wisselingh, XVI, p. 78 u. f.). Dasselbe gilt unter anderen von der Intensität der Farbe der Chromatophoren. Die Dicke der *Spirogyra*-Fäden ist dagegen nur wenig der Veränderung unterworfen. Auch der Kern und die Karyokineseform erfahren nicht leicht eine bedeutende Abänderung. Das letztgenannte Merkmal aber beachtet man beim Determinieren von Spirogyren überhaupt nicht. Es scheint mir sehr lohnend zu sein, die Einteilung des Geschlechts *Spirogyra* in Spezies einer Revision zu unterwerfen und dabei auch die konstant bei der Karyokinese sich zeigenden Merkmale, wie Form, Stellung und Anzahl der Chromosomen, zu berücksichtigen. Im Zusammenhang mit dem Obenerwähnten bemerke ich, daß, wenn ich die Namen *Spirogyra crassa* und *Sp. triformis* anwende, solches nur dazu dient, das untersuchte Material anzudeuten.

Die Karyokinese bei *Spirogyra* ist nicht nur merkwürdig wegen der verschiedenen Form, sondern auch wegen ihrer Kompliziertheit, welche mit der zusammengesetzten Struktur des ruhenden Kerns zusammenhängt. Bei keinem pflanzlichen Objekte kommt ein so zusammengesetzter Kern vor, wie bei *Spirogyra*, wo er 1 oder 2 kleine Kerne (Nukleolen) enthält, die, wie der große Kern, Chromosomen hervorbringen, welche sich an der Bildung der Kernplatte beteiligen.

Diese Eigentümlichkeiten der *Spirogyra*-Kerne sind noch nicht allgemein anerkannt. Tischler (I, p. 246), der sich ein vergleichendes Studium der ruhenden Kerne zur Aufgabe stellte, unterscheidet 7 Typen. Es ist aber nicht möglich, die *Spirogyra*-

Kerne bei einem dieser Typen unterzubringen. Notwendigerweise muß man einen 8. Typus, nämlich Kerne, welche 1 oder mehrere kleine Kerne enthalten, den 7 Typen hinzufügen.

Es versteht sich, daß man mit dem Namen Nukleolen nicht zugleich *Spirogyra*-Nukleolen und gewöhnliche Nukleolen bezeichnen kann, weil es ganz verschiedene Dinge sind. Der Name Nukleolen ist an und für sich für die *Spirogyra*-Nukleolen sehr geeignet, weil es in der Tat kleine Kerne sind. Es ist schade, daß man jetzt diesen Namen allgemein für die gewöhnlichen Nukleolen anwendet, für welche der alte Name Kernkörperchen zweckmäßig ist.

Die Entdeckung, daß bei *Spirogyra* zweierlei Chromosomen vorkommen, nämlich Chromosomen, welche aus dem Kerngerüst entstehen, und kleine, fadenförmige Körperchen, welche aus dem Nukleolus hervorgehen, hat eine Anzahl Einzelheiten, die man bei der Karyokinese beobachtet, klargelegt. Dieses gilt besonders von der Zahl der Nukleolen, die bei *Spirogyra* 1 oder 2 ist. Zur Unterscheidung kann man die zweierlei Chromosomen Nukleus- und Nukleolus-Chromosomen nennen.

In einigen Fällen ist das Verhalten der Nukleoluschromosomen lückenlos klargelegt, z. B. bei *Spirogyra crassa* und *Sp. triformis* (van Wisselingh, II, IV, VII). Festgestellt ist, daß in diesen beiden Fällen die Zahl der Fäden, welche aus dem Nukleolus oder aus den 2 Nukleolen hervorgehen, immer 2 ist, daß diese 2 Fäden die 2 kleinen Nukleoluschromosomen werden, die man auch in der Kernplatte nachweisen kann und die, wenn 12 oder 6 große Nukleuschromosomen vorhanden sind, mit 2 von diesen vereinigt sind. Weiter ist festgestellt, daß die 2 kleinen Nukleoluschromosomen eine Längsspaltung erfahren und sich später zu den 2 Nukleolusfäden entwickeln, welche in dem Nukleolus oder den beiden Nukleolen des ruhenden Kerns das Fadenwerk bilden. Die Nukleolussubstanz, welche in der Form von Tröpfchen in den Tochterkernen erscheint, sammelt sich um die beiden Nukleolusfäden an und bildet mit diesen 1 oder 2 Nukleolen, nämlich einen Nukleolus mit 2 Nukleolusfäden (Fig. 65, 66 und 88) oder 2 Nukleoli, jeder mit 1 Nukleolusfaden (Fig. 67 und 89). Hierdurch ist es vollkommen klargelegt, warum ein normaler Kern immer 1 oder 2 Nukleolen enthält und nie mehr als 2.

Bei abnormaler Karyokinese (van Wisselingh, VII, p. 228 u. f.) erhält man oft Kerne doppelter Größe. Interessant ist das Studium der Nukleolenzahl dieser Kerne. Ganz in Übereinstimmung mit dem Obenerwähnten beläuft sich die Anzahl auf 1 (Fig. 69) bis einschließlich 4 (Fig. 57 und 68), welche Zahl der Zahl der Nukleolusfäden entspricht und nie überschritten wird (Fig. 101). Wenn diese Kerne doppelter Größe, deren Nukleolenzahl höchstens 4 beträgt, sich teilen, dann beläuft sich die gesamte Anzahl der echten *Spirogyra*-Nukleolen, das heißt der Nukleolen mit Nukleolusfäden, in den Tochterkernen höch-

stens auf 8. Merkwürdig ist die Entwicklung der Tochterkerne, welche nicht in den Besitz eines Nukleoluschromosoms kommen. In denselben bilden sich keine echten *Spirogyra*-Nukleolen, sondern viele kleine Nukleolen ohne Nukleolusfäden (Fig. 70). Dieselbe Erscheinung kommt auch bei zusammengesetzten Kernen in jenen Teilen, welche keine Nukleolusfäden enthalten, vor (Fig. 58).

Bei *Spirogyra setiformis* (van Wisselingh, IV, p. 369) findet man in der Kernplatte nicht 2, sondern mehrere fadenförmige Körperchen (Fig. 91), welche wahrscheinlich aus dem Nukleolus oder den beiden Nukleolen hervorgehen und Nukleoluschromosomen darstellen. In den Tochterkernen findet man wieder 2 gedrungene Körperchen, welche mit der Nukleolussubstanz meist einen Nukleolus bilden.

Noch interessanter ist der Vorgang bei *Spirogyra dubia* (diese Abhandlung, p. 281 u. f), wo das Netz- oder Fadenwerk im Nukleolus einen Faden bildet, der sich in 11 Segmente teilt, von denen 1 doppelte Länge hat (Fig. 30). Diese Segmente sind die Nukleoluschromosomen. Erst verbreiten sie sich im Kern; später stellen sie sich in der Kernplatte in derselben Ebene auf. Sie erfahren eine Längsspaltung, und ihre Spaltungshälften vereinigen sich in jedem Tochterkern wahrscheinlich zu einem einzigen Faden, der mit der Nukleolussubstanz den Nukleolus bildet.

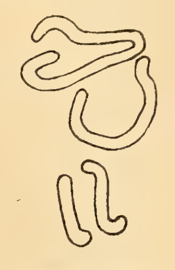


Fig. 101.
*Spirogyra triformis.*
Prophase. 2 große und 2 kleine Nukleolusfäden aus einem Kern doppelter Größe isoliert.

In normalen Fäden von *Spirogyra dubia* enthält der Kern immer 1 Nukleolus. Nur in abnormal dicken Fäden mit dicken Kernen fand ich auch Kerne mit mehr als 1 Nukleolus. Im Zusammenhang mit dem Obenerwähnten scheint es mir nützlich, auf ein paar Fragen hinzuweisen. Es ist merkwürdig, daß, wenn 12 oder 6 große Nukleuschromosomen in der Kernplatte vorhanden sind, die 2 kleinen Nukleoluschromosomen immer an 2 Nukleuschromosomen befestigt oder innig mit denselben vereinigt sind, so daß es scheint, als ob es 12 oder 6 fast gleiche Chromosomen gäbe. In Verbindung hiermit erhebt sich die Frage, ob der erwähnte Zusammenhang beiderlei Chromosomen in der Prophase und Metaphase auch in der Anaphase, Telophase und in dem ruhenden Kern erhalten bleibt.

Eine andere Frage erhebt sich bei *Spirogyra dubia*, nämlich die, ob die Segmentation des Nukleolusfadens eine wirkliche oder nur scheinbare ist. Die Möglichkeit, daß die verschiedenen Segmente durch einen sehr feinen Faden verbunden bleiben, der so dünn ist, daß er der Beobachtung entgeht, muß, meiner Meinung nach, auch berücksichtigt werden. Einige Beobachtungen bei *Fritillaria* und *Leucojum* tragen dazu bei, diese Frage zu stellen (van Wisselingh, III, p. 614 und Fig. 3). In den Kernen des Wandbelags im Embryosack von *Fritillaria impe-*

*rialis* und *Leucojum aestivum* kommen mehrmals Stücke von Chromosomen vor, die durch einen dünnen Faden miteinander verbunden und offenbar bestimmt sind, später zusammen ein Chromosom zu bilden. Die Vereinigung der 11 Spaltungshälften bei *Spirogyra dubia* zu 1 Faden würde durch das Annehmen einer schon vorhandenen gegenseitigen Verbindung meiner Meinung nach erklärlicher sein. Sehr minutiöse und sorgfältige Untersuchungen sind nötig, um diese Frage zu lösen, welche Lösung für die Kenntnis der Segmentation von Kernfäden allgemeine Bedeutung hat.

Bei *Spirogyra* (van Wisselingh, II, p. 210) kommen manchmal Abweichungen der Chromosomenzahl vor. Bei *Spirogyra crassa* untersuchte ich in Verbindung hiermit 110 Kernplatten. Bei 102 fand ich 12 Chromosomen, darunter, wie obenerwähnt, 2 mit Nukleoluschromosomen. Bei 6 fand ich weniger als 12 Chromosomen, was manchmal mit anderen Abweichungen, nämlich in Länge, Form und Anordnung zusammenging. In 2 Fällen fand ich 13 Chromosomen, von denen 1 sehr kurz war. Einmal fand ich eine Kernplatte, in welcher die 2 Nukleoluschromosomen miteinander verbunden waren (II, p. 209) und einmal einen Faden, der ausschließlich Kerne mit 1 Nukleolus hatte und Kernplatten mit 1 Nukleoluschromosom, das mit einem der 12 Nukleuschromosomen vereinigt war (IV, p. 373). Außer diesen seltenen Abweichungen kommen stets bei den Kernplatten und auch bei den Kernen allerlei andere Unterschiede vor, die man aber nicht als Abweichungen betrachten kann, sondern einer Variabilität, welche der Spezies eigen ist, zuschreiben muß. Keine 2 Kernplatten sind vollkommen ähnlich und dasselbe gilt für die Kerne, bei welchen man aber die Unterschiede zum Teil nicht so leicht nachweisen kann als bei den Kernplatten.

Zunächst will ich auf Unterschiede in der Größe der Nukleolen hinweisen und im Zusammenhang hiermit auf Unterschiede in der Größe der Nukleolusfäden und Nukleoluschromosomen in der Kernplatte (van Wisselingh, II, p. 213; IV, p. 372). Die bezüglichen Beobachtungen beziehen sich auf Fäden von *Spirogyra crassa,* in welchen während der Karyokinese sich 12 Chromosomen bilden. In den meisten Fäden kommen Kerne vor, deren Nukleolusfäden ungefähr von gleicher Größe sind. In diesem Fall sind die Nukleolen, wenn der Kern nämlich 2 Nukleolen enthält, auch ungefähr von gleicher Größe. Dasselbe gilt für die beiden Nukleoluschromosomen in der Kernplatte. In einigen *Spirogyra*-Fäden sind die Nukleolusfäden von verschiedener Größe, z. B. der eine viel größer als der andere. Die Nukleolen sind dann, falls ihrer 2 im Kern vorhanden sind, auch von sehr verschiedener Größe; der eine ist von gewöhnlicher Größe und der andere sehr klein. Dasselbe gilt für die Nukleoluschromosomen in der Kernplatte.

In anderen *Spirogyra*-Fäden ist der Unterschied zwischen den Nukleolusfäden nicht allgemein. Man kann Teile unter-

scheiden, welche außer Kernen mit 1 Nukleolus Kerne mit 2 Nukleolen von verschiedener Größe enthalten, und Teile, welche außer Kernen mit 1 Nukleolus Kerne mit 2 Nukleolen von gleicher Größe enthalten.

Aus obigem folgt, daß der Unterschied in der Größe zwischen den Nukleolusfäden ein Merkmal ist, daß mit der Größe der Nukleolen und Nukleoluschromosomen enge zusammenhängt und oft sehr konstant von den Mutterzellen auf die Tochterzellen übergeht.

Viel veränderlicher als die Größe der Nukleolusfäden ist die Nukleolenzahl, welche 1 oder 2 beträgt. Die meisten Fäden haben Kerne mit 1 Nukleolus und mit 2 Nukleolen. Doch gibt es Fäden, in welchen die Zahl 2 und andere, in welchen die Zahl 1 überwiegt, was einigermaßen mit der Stelle der Nukleoluschromosomen in der Kernplatte zusammenhängt. Die Nukleoluschromosomen befinden sich meist am Rande der Kernplatte, selten befindet sich eins oder beide in der Mitte. Bald liegen sie weit auseinander, bald nahe beieinander. In Fäden, in welchen viel Kerne mit 2 Nukleolen vorkommen, liegen die Nukleoluschromosomen in der Kernplatte meist weit auseinander, und in Fäden, in welchen viel Kerne mit 1 Nukleolus vorkommen, liegen die Nukleoluschromosomen in der Kernplatte oft nahe beieinander (van Wisseling, II., p. 215 u. f.).

Es besteht also ein gewisser Zusammenhang zwischen der Nukleolenzahl und der Stelle der Nukleoluschromosomen in der Kernplatte. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein Kern 2 Tochterkerne mit gleicher Nukleolenzahl hervorbringt, ist größer, als die, daß die Tochterkerne eine ungleiche Nukleolenzahl haben. Sehr konstant ist die Nukleolenzahl aber nicht, und nicht selten findet man Tochterkerne, deren Nukleolenzahl ungleich ist, von welchen der eine 1 und der andere 2 Nukleolen enthält.

Im Zusammenhang mit obigem will ich auf die Wanderung der Nukleolusfäden oder Nukleoluschromosomen während der Karyokinese hinweisen. Der Nukleolus oder die beiden Nukleoli liegen in der Mitte des Kerns und die Nukleoluschromosomen gewöhnlich am Rande der Kernplatte. Es muß also eine zentrifugale Bewegung vor der Teilung der Kernplatte und danach eine zentripetale stattfinden. Außer dieser Wanderung scheinen während der Karyokinese und vielleicht auch in dem ruhenden Kern noch andere Versetzungen oder Verschiebungen stattzufinden, denn man trifft in einem *Spirogyra*-Faden keine 2 Kernplatten an, die einander vollkommen ähnlich sind. Die Chromosomen sind auf allerlei Weise geordnet. *Spirogyra* ist ein sehr geeignetes Objekt, um dies zu studieren, denn die Chromosomen liegen in einer Ebene und ragen nicht aus der Kernplatte hervor.

Wenn bei abnormaler Karyokinese Kerne doppelter oder vierfacher Größe entstehen, können aus derselben, wenn wieder Karyokinese stattfindet, große Kernplatten mit doppelter und vierfacher Chromosomenzahl entstehen. In diesen Kernplatten liegen die Chromosomen in einer Ebene, aber ihre Anordnung

kann auch eine ganz andere sein, nämlich parallel der Längsachse der Zelle, z. B. die meisten Chromosomen hintereinander und einige nebeneinander (Fig. 71).

Aus dem Obenerwähnten geht hervor, daß Veränderungen in der Anordnung der Chromosomen, sowohl der Nukleus- als der Nukleoluschromosomen, fortwährend stattfinden, während die Zahl und die Größe der Chromosomen im allgemeinen verhältnismäßig selten eine bedeutende Veränderung erfahren.

Die Individualitätslehre der Chromosomen hat fortwährend mehr Anhänger gefunden. Die frühere Ansicht Strasburgers, nach welcher die Chromosomen aus Scheibchen Chromatin und Linin beständen, welche miteinander abwechselten, eine Ansicht, welche der Individualitätslehre im Wege stand, hat man fallen lassen (Tischler, I, p. 246). Man hat viele Argumente angeführt, um die Individualitätslehre zu stützen. Einige dieser Argumente haben meiner Meinung nach große Bedeutung, andere dagegen haben keine oder nur geringe Bedeutung. Im Anschluß an meine Beobachtungen bei *Spirogyra* will ich einige der vorgebrachten Argumente besprechen, weil ich *Spirogyra* als ein ausgezeichnetes Objekt für das Studium der Individualitätslehre betrachte.

Die Konstanz der Chromosomenzahl und die Merkmale, welche einige Chromosomen regelmäßig zeigen, sind gut konstatierte Tatsachen, welche die Individualitätslehre stützen. Wichtig sind in dieser Hinsicht auch die Untersuchungen von Rosenberg (I, p. 211) über den Zusammenhang zwischen den Prochromosomen oder Karyosomen in dem ruhenden Kern und den Chromosomen in der Kernplatte. Rosenberg hat eine Anzahl Pflanzen entdeckt, bei denen man in dem ruhenden Kern ebensoviel Zentra nachweisen kann als Chromosomen in der Kernplatte.

Weiter haben die kleinen Kerne, welche aus einem einzigen Chromosomen, das sich aus der gegenseitigen Verbindung losgelöst hat, entstehen, das Interesse erregt (vergl. Tischler, I, p. 247). Man muß aber bei denselben berücksichtigen, daß, wenn Kerne bei abnormaler Karyokinese unter dem Einfluß von in der Zelle vorhandenen Kräften auf sehr unregelmäßige Weise auseinanderfallen, es möglich ist, daß ein Chromosom oder ein Teil des Kerngerüstes, der einem Chromosomen entspricht, auseinandergerissen wird, und daß aus einem derartigen Teil ein kleiner Kern entsteht, der dann Individualität bekommen hat. Durch neue Untersuchungen bei Spirogyren mit 6 oder 12 Chromosomen kann diese Frage vielleicht gelöst werden.

Zur Erläuterung weise ich auf meine Beobachtungen an Chromatophoren nach vorherigen Zentrifugalversuchen hin (XI, p. 177 u. f.). Kleine Stückchen Chromatophor, welche von den spiralförmigen Bändern abgerissen und in den kernlosen Zellen zurückgeblieben waren, wuchsen zu langen Bändern aus und bildeten Pyrenoide mit Stärkeherden. Ein Teil eines Ganzen kann also auch Individualität bekommen.

Die Stellung, welche die Chromosomen zueinander einnehmen, hat man auch benutzt, um die Individualitätslehre zu stützen (vergl. Tischler, I, p. 248). Die Stellung, welche die Chromosomen während der einander folgenden Karyokinesen zueinander einnehmen, scheint mit Ausnahme von gewissen Fällen aber nicht konstant zu sein. Bei *Spirogyra* z. B., welche Pflanze ein sehr günstiges Objekt ist, um dies zu studieren, ist, wie oben erwähnt, die Stellung, welche die Chromosomen zu einander einnehmen, einer fortwährenden Veränderung unterworfen.

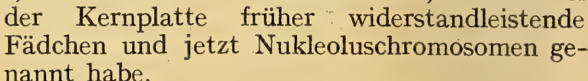
Von allen Argumenten, die man für die Individualitätslehre der Chromosomen angeführt hat, ist die Konstanz der Chromosomenzahl wohl das wichtigste. Bei *Spirogyra* ist dies sehr auffallend, zumal wenn man die Konstanz der Chromosomenzahl, sowohl der Nukleus- als der Nukleoluschromosomen im Gegensatz zu der Veränderlichkeit der Nukleolenzahl berücksichtigt.

Wenn man das Kerngerüst von *Spirogyra*, das eine sehr gleichmäßige Struktur zeigt, als einen einheitlichen Körper, der nicht aus verschiedenen Unterteilen zusammengesetzt wäre, betrachten müßte, so müßte man erwarten, daß bei all den Bewegungen und Verschiebungen, welche während der Karyokinese stattfinden, die Chromosomenzahl einer sehr großen Variation unterworfen sein würde, nicht aber, daß sich jedesmal gerade 12 Chromosomen bilden würden.

Die Nukleolussubstanz zwischen den Nukleolusfäden verhält sich während der Karyokinese ganz anders als das Kerngerüst und die Nukleolusfäden. Der Nukleolussubstanz kann man keine Individualität zuschreiben. Sie entsteht in den Tochterkernen überall zwischen dem Kerngerüst und bildet bald mehrere Nukleolen in unbestimmter Zahl und von verschiedener Gestalt. Allmählich sammelt sie sich um die 2 Nukleoluschromosomen an und bildet mit denselben den Nukleolus oder die 2 Nukleoli, die man in dem ruhenden Kern beobachtet, und welche eigentlich kleine Kerne in einem Kern sind. Von dem Umstand, ob die 2 Nukleoluschromosomen nach allen Bewegungen und Verschiebungen nahe aneinander kommen oder nicht, hängt es ab, ob 1 oder 2 Nukleolen entstehen. Wenn die Chromosomen keine Individualität hätten und das Kerngerüst nicht aus 12 Teilen zusammengesetzt wäre, so würde man erwarten müssen, daß, wie die Nukleolenzahl, auch die Chromosomenzahl wechseln würde.

Schließlich will ich einiges über die Chromosomen als Träger der erblichen Eigenschaften anführen: Daß auch Chromosomen Träger der erblichen Eigenschaften sind, daran braucht man auf Grund vieler Beobachtungen nicht zu zweifeln; daß sie aber ausschließlich die Träger der erblichen Eigenschaften sein sollten, ist eine Theorie, welche in der letzten Zeit mit Recht verworfen worden ist (Lundegårdh, V, p. 309). *Spirogyra* ist meiner Meinung nach ein sehr geeignetes Objekt, um die genannte Theorie zu prüfen.

Bei *Spirogyra* kann man leicht konstatieren, daß immer alle Teile des Protoplasmas von den Mutterzellen in die Tochterzellen und von den kopulierenden Zellen in die Zygoten, aus denen wieder neue vegetative Zellen entstehen, übergehen. Wenn ein *Spirogyra*-Kern z. B. einen großen und einen kleinen Nukleolusfaden hat (Fig. 102 und 103), so geht dieses Merkmal regelmäßig von den Mutterzellen auf die Tochterzellen über. In diesem Fall muß man die Ursache der Übertragung des Merkmals in dem Kern selbst suchen, nämlich in den Nukleolusfäden, die ich bei der Kernplatte früher widerstandleistende Fädchen und jetzt Nukleoluschromosomen genannt habe.



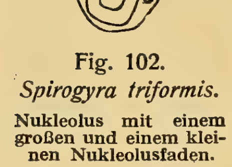


Fig. 102.
*Spirogyra triformis.*
**Nukleolus mit einem großen und einem kleinen Nukleolusfaden.**



Fig. 103.
*Spirogyra triformis.*
**Großer und kleiner Nukleolus aus einem Kern isoliert.**

Zeigt aber 1 der Chromatophoren bei *Spirogyra* eine Abweichung, hat z. B. ein Chromatophor nur Stromastärke anstatt Pyrenoide mit Stärkeherden, so geht ein derartiges Merkmal auch regelmäßig von den Mutterzellen auf die Tochterzellen über. Es versteht sich, daß man die Ursache der Übertragung dieses Merkmals den Chromatophoren zuschreiben muß, und daß es nicht rationell ist, sie bei den Chromosomen zu suchen. In kern- und chromatophorenfreien Zellen sah ich das Protoplasma sich vermehren und in kernlosen Zellen kleine Stückchen Chromatophor bedeutend wachsen und Pyrenoide mit Stärkeherden bilden (XI, p. 177 u. f.). Nach einigen Wochen sterben solche kernlose Zellen ab. Ebensowenig wie kernlose Protoplasten sich vervielfältigen können, kann ein *Spirogyra*-Kern ohne Zytoplasma und Chromatophoren sich vervielfältigen (XI, p. 161). Die Zellwand kann zeitweilig entbehrt werden, wie Klebs (I, p. 165) durch plasmolytische Versuche nachgewiesen hat. Der Protoplast kann eine neue Wand bilden, und die Zelle kann sich danach vervielfältigen. Das Protoplasma kann aber keine Chromatophoren hervorbringen. Der Kern, die Chromatophoren und das Protoplasma entstehen aus ihresgleichen und können einander für die Erhaltung des Individuums nicht entbehren. Derartige Tatsachen gestatten nicht, ausschließlich den Kern oder die Chromosomen als Träger der erblichen Eigenschaften zu betrachten. Es ist rationell, daß man wie unter anderen Lundegårdh (V, p. 309) annimmt, daß sowohl der Kern als das Plasma und die Plastiden erbliche Eigenschaften auf die Nachkommenschaft übertragen können.

# Literaturverzeichnis.


Behrens, J., Zur Kenntnis einiger Wachstums- und Gestaltungsvorgänge in der vegetabilischen Zelle. (Bot. Zeitg. 1890. S. 81.)

Berghs, J., I. La Formation des Chromosomes héterotypiques etc. IV. La Microsporogénèse de Drosera rotundifolia, Narthecium ossifragum et Helleborus foetidus. (La Cellule. T. 22. Fasc. 1. 1905. p. 139.)

— II. Le noyau et la cinèse chez le Spirogyra. (La Cellule. T. 22. Fasc. 1. 1906. p. 53.)

Blazek, J., O olivu benzolu na dèleni bùnèk rostliunych. (Abhandl. d. böhm. Akad. Bd. 11. 1902. Nr. 17.)

Buscalioni, L., Osservazione e ricerche sulla cellula vegetale. (Ann. R. Ist. bot. di Roma. Vol. 7. 1898; Ref. Bot. Zeitg. Jahrg. 57. Abt. II. 1899. S. 276.)

Carnoy, J. B., La biologie cellulaire. 1884.

Chmielewsky, M. W. F., Materiaux pour sérvir à la morph. et physiol. des procès sexuels chez les plantes inférieures. (Russ.) Charkow 1890.

Degagny, Ch., I. Sur la division cellulaire chez le Spirogyra orthospira et sur la réintégration des matières chromatiques refoulées aus pôles du fuseau. (Compt. rend. de Paris. T. 111. 1890. 2. p. 282.) — II. Sur les forces moléculaires antagonistes, qui se produisent dans le noyau cellulaire, et sur la formation de la membrane nucléaire. (Ibid. T. 111. 1890. p. 761.) — III. Sur les matières formées par le nucléole chez le Spirogyra setiformis etc. (Ibid. 1893. p. 269.) — IV. Sur la morphologie du noyau cell. chez les Spirogyras etc. (Ibid. 1893. p. 535.) — V. Sur la concordance des phénomènes de la division du noyau cell. chez les Lis et chez les Spirogyras etc. (Ibid. 1893. p. 1397.) — VI. Recherches sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. (Bull. soc. bot. de France. T. 41. 1894. p. 588; T. 42. 1895. p. 635; T. 43. 1896. p. 12.)

Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

Flemming, W., Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. 1882.

Gerassimoff, J. J., I. Über die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. (Bull. Soc. Imp. des Natural. de Moscou. 1892. p. 109.) — II. Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (Ibid. 1899. p. 220.) — III. Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (Ibid. 1901. p. 185.) — IV. Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1. 1902. S. 220.) — V. Über die Größe des Zellkerns. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. 18. 1904. S. 45.) — VI. Zur Physiologie der Zelle. (Bull. Soc. Imp. des Natural. de Moscou. 1904. p. 1.)

Gilson, E., La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane cellulaire végétale. (La Cellule. T. 9. 1893. p. 395.)

Grégoire, V., et Wygaerts, A., I. La réconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. (La Cellule. T. 21. 1903. p. 5.)

Grégoire, V., II. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales. (Ibid. T. 23. 1906. p. 312.)

Höhnel, F. von. Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-Nat. Cl. Abt. I. Bd. 76. 1877. S. 507.)

Karsten, G., Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg. (Flora. Bd. 99. 1909. S. 1.)

Klebahn, H., Über die Zygosporen einiger Conjugaten. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 6. 1888. S. 160.)

Klebs, G., Über den Einfluß des Kernes in der Zelle. (Biolog. Centralbl. Bd. 7. 1887. S. 161.)

Küster, E., Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. 10. S. 759.

Lundegårdh, H., I. Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von Allium cepa und Vicia faba. (Svensk Botan. Tidskr. Bd. 4. 1910. S. 174.) — II. Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. (Arch. f. mikrosk. Anat. Abt. I. Bd. 80. 1912. S. 223.) — III. Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. (Arch. f. Zellforsch. Bd. 9. 1912. S. 205.) — IV. Die Morphologie des Kerns und der Teilungsvorgänge bei höheren Organismen. (Ark. f. Botan. Bd. 12. 1912. Nr. 8.) — V. Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von Vicia Faba. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48. 1910. S. 285.)

Mano, F. M., Nucléole et chromosomes dans le méristème radiculaire de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris. (La Cellule. T. 22. 1904. p. 55.)

Macfarlane, J. M., The structure and division of the vegetable cell. (Transact. and Proc. Bot. Soc. of Edinburgh. Vol. 14. 1881. p. 192.)

Meunier, A., Le Nucléole des Spirogyra. (La Cellule. T. 3. 1886. p. 339.)

Merriman, M. L., I. Nuclear Division in Spirogyra crassa. (The bot. Gaz. Vol. 56. 1913. p. 319.) — II. Nuclear Division in Spirogyra bellis. (l. c. Vol. 61. 1916. p. 311.)

Mitzkewitsch, L., Über die Kernteilung bei Spirogyra. (Flora. Bd. 85. 1898. S. 81.)

Molisch, H., Über Zellkerne besonderer Art. (Botan. Zeitg. 1899. Abt. I. S. 177.)

Moll, J. W., Observations on Karyokinesis in Spirogyra. (Verhand. d. Kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. Sect. II. D. 1. 1893. Nr. 9.)

Mottier, D. M., Fecundation in plants. Washington 1904.

Nathansohn, A., I. Physiol. Untersuchungen über amitotische Kernteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35. 1900. S. 48.) — II. Kritische Bemerkungen zu van Wisselinghs Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitg. Jahrg. 62. Abt. II. 1904. S. 17.)

Němec, B., I. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. III. (Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Prag. 1903.) — II. Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 59. 1904. S. 643.)

Overton, C. E., Über den Conjugationsvorgang bei Spirogyra. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 6. 1888. S. 68.)

Pfeffer, W., Über die Erzeugung und die physiol. Bedeutung der Amitose. (Ber. d. math.-phys. Cl. d. kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig. 1899. Juli.)

Rosenberg, O., Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. (Flora. Bd. 93. 1904. S. 252.)

Sharp, Lester. W., Somatic chromosomes in Vicia. (La Cellule. T. 29. 1913. p. 295.)

Smolák, J., Über vielkernige Zellen bei einigen Euphorbiaceen. (Bull. intern. de l'Acad. d. Scienc. de Bohème. 1904.)

Stomps, Theo J., Kerndeeling en Synapsis bij Spinacia oleracea L. (Acad. Proefschr. Amsterdam 1910.)

Strasburger, E., I. Zellbildung und Zellteilung. 1880. — II. Über den Teilungsvorgang der Zellkerne etc. (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 21. 1882.) — III. Die Controversen der indirekten Kernteilung. (Ibid. Bd. 23. 1884. S. 246.) — IV. Über Kern- und Zellteilung. 1888. — V. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. (Histolog. Beitr. H. 6. 1900.) — VI. Onto genie der Zelle seit 1875. (Progress. rei botan. Bd. 1. 1907. p. 1.)

Sijpkens, B. Die Kernteilung bei Fritillaria imperialis. (Rec. d. Trav. bot. Nêerl. Vol. I. 1904. 160.)

Tangl, E., Über die Teilung der Kerne in Spirogyrazellen. (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Abt. I. 1882. S. 268.)

Tischler, G., Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. (Progress. rei botan. Bd. 5. 1915. p. 164.)

Tröndle, A., I. Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra. (Bot. Zeitg. Jahrg. 65. Abt. I. 1907. S. 187.) — II. Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. (Zeitschr. f. Bot. Jahrg. 3. 1911. S. 593.) — III. Der Nukleolus von Spirogyra und die Chromosomen höherer Pflanzen. (Zeitschr. f. Bot. Jahrg. 4. 1912. S. 721.)

de Wildeman, E., I. Sur les sphères attractives dans quelques cellules végétales. (Bull. de l'Acad. Roy. de Belg. Sér. III. T. 21. 1891.) — II. Sur les sphères attractives dans les cellules végétales. (Bot. Centralbl. Bd. 54.) — III. Recherches au sujet de l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse dans la règne végétale. (Ann. Soc. belge de microsc. [Mémoir.] T. 15. 1891. p. 3.)

van Wisselingh, C., I. Sur la lamelle subéreuse et la subérine. (Arch. Néerl. T. 26.) — II. Über den Nukleolus von Spirogyra. (Bot. Zeitg. Jahrg. 56. Abt. I. 1898. S. 195.) — III. Über das Kerngerüst. (Ibid. Jahrg. 57. Abt. I. 1899. S. 155.) — IV. Über Kernteilung bei Spirogyra. (Flora. Bd. 87. 1900. S. 355.) — V. Über mehrkernige Spirogyrazellen. (Ibid. Bd. 87. 1900. S. 378.) — VI. Untersuchungen über Spirogyra. (Bot. Zeitg. Jahrg. 60. Abt. I. 1902. S. 115.) — VII. Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitg. Jahrg. 61. Abt. I. 1903. S. 201.) — VIII. Over wandvorming bij kernlooze cellen. (Bot. Jaarb. Deel 13. 1904. M. deutsch. Auszug.) — IX. Über die Karyokinese bei Oedogonium. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. 23. 1908. S. 137.) — X. Über den Ring und die Zellwand bei Oedogonium. (Ibid. Abt. I. Bd. 23. 1908. S. 157.) — XI. Zur Physiologie

der Spirogyrazelle. (Ibid. Bd. 24. 1908. S. 133.) — XII. Über die Kernstruktur und Kernteilung bei Closterium. (Ibid. Bd. 29. 1912. S. 409.) — XIII. Über den Nachweis des Gerbstoffes in der Pflanze und über seine physiologische Bedeutung. (Ibid. Bd. 32. 1914. S. 155.) XIV. On the nucleolus and karyokinesis in Zygnema. (Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. XI. Livr. I. 1914. p. 1.) — XV. On intravital precipitates. (Ibid. Vol. XI. Livr. 1. 1914. p. 14.) — XVI. Über Variabilität und Erblichkeit. (Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 22. S. 65.)

Zacharias, E., I. Über den Nukleolus. (Bot. Zeitg. 1885. S. 257.) — II. Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. (Ibid. 1887. S. 281.) — III. Über Strasburgers Schrift „Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche". (Ibid. 1888. S. 437.) — IV. Ibid. Abt. II. Bd. 51. 1893. S. 282. — V. Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. (Flora. Bd. 81. 1895. S. 217.) — VI. Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. (Progress. rei botan. Bd. 3. 1909. p. 67.)

# Beiträge zur Frage der Moosfärbungen.

Von

**Helene Herzfelder, München.**

(Mit 1 Abbildung im Text.)

## Inhalt.

## Einleitung.

In der vorliegenden Arbeit habe ich versucht, durch Experimente und mikrochemische Untersuchungen zur Klärung des Zustandekommens der roten und braunen Moospigmente beizutragen und damit auch ihren biologischen Beziehungen näherzukommen. Das Interesse an diesen Fragen erweckte in mir eine länger zurückliegende Beobachtung, der Fund rotgrünscheckiger Sphagnen neben rein grünen. Als ich mich über diese Färbungen zu orientieren suchte, fand ich, daß einerseits diese Fragen der experimentellen Prüfung entbehrten, andererseits der rote Sphagnumfarbstoff, sowie alle entsprechenden braunen und braunroten Moosfarbstoffe chemisch vollkommen unbekannt waren.

## Historisches.

Im großen und ganzen haben die vielfachen und oft sehr merkwürdigen Färbungen der Moose, die an den verschiedensten Organen auftreten können, nur untergeordnetes Interesse gefunden und sind zumeist nur systematisch verwertet worden.

Nur die auffallende Färbung der Torfmoose fand auch vom biologischen Standpunkte aus schon frühzeitig Beachtung, da sie in unserer heimischen Flora mit ihrer überwiegenden Grünfärbung der Vegetationsorgane der Pflanzen die Aufmerksamkeit auf sich ziehen mußte.

Den ersten Versuch einer Deutung für das Zustandekommen der Sphagnenfarben fand ich in einer kurzen Mitteilung von Gravet (3) in der Revue bryolog. 1889. Gravet konstatiert hier die Tatsache, daß die Sphagnen die verschiedensten Farben aufweisen, und zwar an sonnigen Standorten Rot und Gelb, an schattigen Grün. „Le colorit parait être produit par le tannin, comme on peut l'observer en traitant les sphaignes par une solution de sulfate de fer.“ Bei grünen Sphagnen hingegen gibt er nur für die Antheridien und Sporogone Gerbstoffreaktion an. Es sei hier gleich angefügt, daß Czapek (1) Gerbstoffreaktion mit Eisensalzen bei den von ihm untersuchten Sphagnen nicht erwähnt und ich selbst sie auch nie erhalten habe, die Angabe

also wohl auf Irrtum beruht. — Es liegt in den Sphagnen vielmehr, wie Czapek gezeigt hat, ein anders reagierender, gerbstoffartiger Körper vor, und zwar, wie das später noch erwähnt werden soll, in allen Teilen und allen Arten, auch den rein grünen. Die Folgerung Gravets: „On serait porté à croire que, dans les sphaignes la formation du tannin est surtout due à l'influence de la lumière", ist nach diesen Erfahrungen also nicht stichhaltig, während der Einfluß des Lichtes auf die Ausbildung der Farbe unbestreitbar ist.

Während Gravet der rein ursächlichen Frage der Farbstoffentstehung näherzukommen sucht, bringt Russow (13) als Erster einen Versuch biologischer Deutung der Sphagnenfarbstoffe. Er deutet die Pigmentierungen der Zellwände bei Sphagnen als Lichtschirm. Warnstorf (17), der auf dieser Ansicht fußt, bemerkt dazu, daß diese Erscheinung durch intensive Beleuchtung bedingt ist, gehe schon daraus hervor, daß die Farbentöne während des Herbstes und Winters stark „verblassen"[1]), im Hochsommer aber am lebhaftesten sind.

Paul (11) gibt anläßlich einer Beobachtung im Freien an, daß die im allgemeinen zutreffenden Beobachtungen Warnstorfs nicht zur Erklärung der verschiedenen Farben ausreichen, sondern auch Rasseneigentümlichkeiten bei der Ausbildung der Farbe genau wie bei höheren Pflanzen mitspielen.

Ebenso ist es Paul, der zuerst annimmt, „daß es sich beim roten und wohl auch beim braunen Farbstoff der Torfmoose in biologischer Hinsicht um Stoffe handelt, die dem Anthocyan nahestehen".

Diese Ansicht wurde durch meine Versuche bestätigt. Doch ehe darauf eingegangen werden soll, sind noch allgemeinere Gesichtspunkte in bezug auf die bei den Moosen vorkommenden, vom Grün abweichenden Färbungen zu besprechen:

## I. Verschiedenartigkeit der Moosfärbung.

Färbungen von Pflanzen bzw. Pflanzenteilen können auf dreierlei Weise hervorgerufen werden. 1. durch eigene Farbstoffkörperchen, plasmatische Gebilde in der Zelle, die sog. Chromatophoren. Da zu ihnen bekanntlich die Träger des grünen Farbstoffs, die Chlorophyllkörper, zu rechnen sind, ist dies die verbreitetste und wichtigste Farblokalisierung. Aber auch gelbe, braune und orangerote, in Chromatophoren vorkommende Farbstoffe sind bei höheren Pflanzen nicht nur als Begleiter des Chlorophylls, sondern auch selbständig weit verbreitet. — Bei den Moosen dagegen haben sie nur einen ganz untergeordneten Anteil an den Färbungen.

Die auffallendsten roten oder rotähnlichen Färbungen bei höheren Pflanzen werden hervorgebracht durch Zellsaftfarbstoffe,

[1]) Der Ausdruck „verblassen" ist irreführend, da, wie hernach noch betont werden wird, keine Verminderung des vorhandenen Farbstoffs eintritt, sondern das Farbenbild nur durch grünen Zuwachs und Sinken der roten Teile verändert wird.

von denen die Anthocyane am verbreitetsten sind. Bei Moosen fand ich Zellsaftanthocyane nur in wenigen Fällen. Dagegen beruhen die augenfälligsten, verbreitetsten Färbungen an Moosen auf Pigmentierungen der Zellmembranen.

Es folgen nun Beispiele zu diesen 3 Gruppen.

### 1. Färbung durch Chromatophoren.

Goebel gibt in der 2. Auflage seiner Organographie, II., S. 521 an, daß häufig bei Laub- und Lebermoosen die Wandschicht der Antheridien, die ursprünglich mit Chlorophyll versehen ist, Chromoplasten enthält, die sie rötlich oder gelbbraun erscheinen lassen. — Ich habe diese Chromoplasten an Antheridienständen von *Funaria hygrometrica* näher untersucht. Es stellte sich heraus, daß der Farbstoff ein Carotin ist, wobei das Wort Carotin als Gruppenbegriff im Sinne Molischs (Mikrochemie d. Pflanzen, S. 228) gebraucht ist. Dieser carotinartige Körper befindet sich auch in alten, entleerten Antheridien, und zwar meist in Form brauner Tropfen. Die naheliegendste Klärung der Antheridienbraunfärbung ist also folgende: Nähern sich die Antheridien dem Reifezustand, so verschwindet das Chlorophyll aus den Chloroplasten und es bleiben bloß die Carotinoide zurück. Der Vorgang ist also analog dem der Gelbfärbung des Laubes im Herbst. Die zu dieser Feststellung führenden Untersuchungen und mikroskopischen Beobachtungen sind im folgenden einzeln aufgeführt:

Die Färbung schreitet von der Spitze nach unten vor, so daß bei jüngeren Antheridien nur die oberen Teile braun gefärbt, ganz junge aber ungefärbt sind.

Es besteht keine scharfe Farbgrenze zwischen den grünen Chromatophoren (eigentlichen Chlorophyllkörpern) des unteren Antheridienteils und den braunen im oberen.

Die alten, entleerten Antheridien haben leichtgebräunte Wände und enthalten keine Chromatophoren, sondern braune Tropfen.

Die Carotin-Natur wurde nachgewiesen:

1. durch $H_2SO_4$, die nach Molisch (8) mit Carotin eine tiefblaue Farbenreaktion liefert.

Nachdem die Antheridien etwa 1 Std. in $H_2SO_4$ gelegen waren, erschienen viele Chlorophyllkörper blau, vor allem die aus jungen Antheridien, wohl durch den Druck des Deckglases, oben ausgetretenen. In den alten Antheridien konnte hier eine Blaufärbung der braunen Tropfen nicht sicher konstatiert werden.

2. Durch die Kalimethode nach Molisch, durch welche das Chlorophyll gelöst wird, das Carotin aber auskristallisiert. Es zeigte sich, daß die alten Antheridien keine Kristalle enthielten, wie etwa die vor der Behandlung grünen Paraphysen, wohl aber mit braunen Tropfen noch intensiver als im frischen Zustand erfüllt schienen. An einigen Stellen waren mehrere

Tropfen in einen langausgezogenen zusammengeflossen. — Mit $H_2SO_4$ färbten sich nun außer den Carotin-Kristallen in Blättern und Paraphysen auch jene braunen Tropfen der alten Antheridien sehr intensiv blau.

Ob Xanthophyll oder Carotin im engeren Sinn vorliegt, konnte nicht sicher entschieden werden; wahrscheinlich sind beide Farbstoffe gemischt in den braunen Tropfen der alten Antheridien vorhanden, da sie, wie oben angeführt, aus dem Chlorophyll hervorgehen.

### 2. Die Färbung beruht auf Anthocyan im Zellsaft.

Im Zellsaft gelöstes Anthocyan begegnete mir zuerst bei mikroskopischer Betrachtung von rötlichen *Bryum—Duvalii*-Pflanzen. Der Farbstoff ergab die bekannte Blaufärbung mit $NH_3$ und verschwand in Alkohol und Wasser bei längerem Liegen. Seine Lokalisierung im Zellsaft wurde durch Plasmolyse mit Salpeterlösung nachgewiesen. Es wurde hierdurch eine gleichmäßig rote Plasmakugel im Innern jeder Zelle erzeugt.

Später fand ich Zellsaftfärbung noch bei weiteren *Bryum*-Arten: *Bryum turbinatum, Bryum pallens* und *Bryum Schleicheri.* (Ob außerdem bei *Bryum elegans* Zellsaftfärbung, wie ich einmal gesehen zu haben glaube, tatsächlich vorliegt, konnte infolge Materialmangels nicht nachgeprüft werden. An Herbarmaterial ist nur Membranfärbung zu sehen.) Es sei an dieser Stelle eine Notiz von von Schönau (14) erwähnt, die ich nachträglich erst beachtete und die, soweit mir bekannt, die einzige Literaturangabe über Zellsaftfärbung bei Moosen ist. Von Schönau fand bei *Bryum pallens* einen „im Zellsaft gelösten, himbeerroten Farbstoff".

Das Anthocyan kann sich bei den oben genannten *Bryum*-Arten sowohl in den Blättern, als den Stämmchen finden. Ende September beobachtete ich außerdem stark rote Antheridienstände an einem schwach rötlichen Rasen von *Bryum turbinatum,* der seit mehreren Wochen in einem Nordkulturhaus gestanden hatte. Das Anthocyan fand sich hier, ebenso wie an Exemplaren, die im Juni gesammelt und untersucht wurden, in den Antheridienwandzellen und den Paraphysen. Die Hüllblätter der Antheridien hingegen waren durch einen braunen Membranfarbstoff, der keine Anthocyanreaktion ergab, gefärbt. Ebenso beruhte die rotbraune Membranfarbe der Seten dieses Rasens nicht auf Anthocyan.

Es sei hier gleich bemerkt, daß bei Bryen Weinrotfärbung oder Rotbraunfärbung der Rasen, oft nur der Stämmchen oder Blattansatzstellen, sehr häufig ist, z. B. bei *Bryum bimum.* Es liegt aber stets rote oder rotbraune Membranfärbung vor. — Auch an den Zellsaftanthocyan bildenden Bryen tritt in den alten Blättern Membranfärbung auf. Nach meinen Beobachtungen besteht zwischen beiden kein direkter Zusammenhang, das heißt,

es liegt meines Erachtens kein einfaches Aufnehmen des roten Zellsaftes in die Membran vor, sondern eine davon unabhängige Farbstoffbildung.

Über Abhängigkeit der Zellsaftfärbung bei den genannten Bryen von äußeren Bedingungen (Jahreszeit, Licht usw.) wird im experimentellen Teil zu berichten sein. Es ist von Interesse, daß die erwähnten Bryen mit Zellsaftfärbung (mit Ausnahme von *Bryum elegans*, bei dem das Auftreten von Zellsaftanthocyan ja unsicher ist) einem engsten Verwandtschaftskreis innerhalb der Untergattung *Eubryum* angehören. (S. Limpricht, (7) S. 337.)

Außer diesem Vorkommen von Zellsaftfärbung bei Bryaceen konnte ich nur noch bei verschiedenen *Marchantia*-Arten Zellsaftanthocyan, und zwar in ganz bestimmter Lokalisierung, auffinden und bin überzeugt, daß es sich in dieser Verwandtschaftsgruppe öfters wird finden lassen, vor allem bei ausländischen *Marchantia*-Arten.

Der 1. Fall, der mir vorlag, war Anthocyan in jungen Archegonständen einer ausländischen *Marchantia* (wahrscheinlich *planiloba*), die ich zufällig untersuchte. Die Art fällt auf durch intensives, glänzendes Grün des Thallus, mit dem tiefrote, weit über den Vegetationspunkt greifende Schuppen stark kontrastieren. Das Anthocyan zeigte sich in mehreren Zellreihen im Stiel des Standes, dicht unterhalb der Scheibe, nie in dieser selbst. Diese Beobachtung, die ich im Februar gemacht hatte, prüfte ich in späteren Monaten an höheren Ständen verschiedentlich nach und fand auch in ca. 1 cm hohen Ständen noch deutlich Anthocyan unterhalb der Scheiben. Es wurde jedesmal durch eine plasmolysierende Salpeterlösung geprüft, ob der Farbstoff dem Zellsaft angehörte. — In den spärlichen ausgereiften Archegonständen, die ich untersuchen konnte, war das Anthocyan, wie zu erwarten, verschwunden, also verbraucht. Bei unserer einheimischen *Marchantia polymorpha* fand ich in den entsprechenden Zellagen nie Anthocyan, dagegen reichlich in den Wandzellen der Gruben, in welche die Antheridien versenkt sind. Teilweise fand ich hier nicht den ganzen Saft rotgefärbt, sondern den roten Farbstoff in Tropfen in den Zellen. Es ist diese Zellsaftfärbung, die gewiß bei vielen Marchantien auftritt — ich habe sie auch noch bei einer unbestimmten ausländischen Art gefunden —, dadurch von besonderem Interesse, daß sie eine 3. Möglichkeit einer zu den Sexualorganen in Beziehung stehenden Färbung verwirklicht. Die beiden andern Möglichkeiten, 1. Färbung durch Chromatophoren, wie sie oben geschildert wurde, und 2. Pigmentierung der Membranen in unmittelbarer Nähe der Antheridien, sind schon länger beobachtet und z. B. von Goebel in der Organographie angeführt worden.

### 3. Membranfärbungen.

Wie oben erwähnt, ist die rote oder braune Farbe der Moose bei weitem am häufigsten durch Membranfärbung erzeugt, so daß

dies bei den meisten Autoren allein Erwähnung findet. Membranfarbstoffe erzeugen z. B. die bunten Sphagnumfarben, die Abstufungen von Gelbbraun bis Tiefviolett aufweisen. Ebenso auffällig sind die Rotfärbungen der Schuppen vieler Marchantiaceen, von *Marchantia, Plagiochasma, Preissia* usw., zu der auch oft Färbung des Thallusrandes treten kann. — Die ganze Epidermis sah ich beispielsweise bei einer Form von *Riccia Klinggräffii* oder an älteren Zellen von *Monoselinium* rotgefärbt.

Betrachtet man Seten irgendwelcher Moose, z. B. die auffallend roten von *Ceratodon purpureus*, oder auch Seta und Kapsel einer Splachnacee (*Tetraplodon, Tayloria* usw.), so zeigt sich, daß auch hier die Farbe von einem Stoff in der Membran erzeugt wird. Zu den wenigen angeführten Beispielen kommen noch als weitere besonders auffällige Membranfärbungen die vieler Rinden- und Felsmoose, so die Kupferfärbung von *Frullania*, die Schwarzfärbung vieler Grimmiaceen und Andreaeaceen, die auch Goebel in seiner Organographie als Beispiel erwähnt. Es sei noch hinzugefügt *Orthothecium rufescens*, das, wie viele andere Moose, seinen Namen der Färbung verdankt, dann viele Hypnaceen, wie *Cratoneurum commutatum* und andere.

Besonders auffallend ist auch hier wieder, wie bei der Zellsaftfärbung, die bevorzugte Färbung in der Umgebung der Geschlechtsorgane, auf die sie oft sogar beschränkt ist. So sind nicht allein an rotem *Sphagnum rubellum* die Antheridienäste am intensivsten gerötet, sondern auch an sonst grünem *Sphagnum acutifolium* die Antheridienäste tiefrot. Das gleiche tritt in allen Moosgruppen auf. Von der Färbung der Antheridien selbst ist schon die Rede gewesen. Man findet auch violettrote Archegonstände, z. B. bei *Fimbriaria Stahlii* oder bei *Preissia*, man findet die Antheridienstifte von *Riccia Bischoffii* var. *ciliifera* von roten Epidermiszellen gesäumt, aber auch Organe ungeschlechtlicher Vermehrung gefärbt, wie etwa die leuchtendroten Wurzelknöllchen von grünem *Bryum erythrocarpum*.

In diesen Fällen ist eine physiologische Erklärung und allenfallsige biologische Deutung wohl denkbar. Diese Fragen sollen in einem späteren Kapitel berührt werden. Physiologisch vollkommen unerklärlich ist jedoch das bevorzugte Auftreten der Farbe in folgendem Fall: Man findet, wie allgemein bekannt, bei *Riccia natans* in gewöhnlichem Zustand konstant die Membran der abstehenden Zähne der Schuppen violettrot gefärbt, auch wenn die übrige Schuppe rein weiß ist. Ist diese auch gefärbt, so sind immer noch die Zackenzellen durch die höhere Intensität der Farbe auffallend. Die gleiche starke Farbe wird nur unter gewissen Umständen von den Ölzellen geteilt.

## II. Zur Chemie der Moosmembranfarbstoffe.

Von größtem Interesse ist nun die Natur dieser unbekannten Membranfarbstoffe. Es war von vornherein anzunehmen, daß es sich hierbei um verschiedene Stoffe handeln wird. Ich konnte

im Laufe meiner mikrochemischen Beobachtungen 2 große Gruppen unterscheiden, wobei die 2. wohl noch in 2 Untergruppen zu zerlegen wäre.

Die eine gruppiert sich um die roten *Sphagnum*-Farbstoffe von *Sphagnum rubellum, Warnstorfii, medium* usw. Es sind vor allem die roten Membranfarbstoffe der *Marchantiales*-Reihe, die Farben der Schuppen, hin und wieder auch des Thallus bei Ricciaceen und Marchantiaceen. Hierzu kommt noch der Farbstoff der *Fossombroniarhizoiden,* der der Blätter von *Orthothecium rufescens,* der Zellwände mancher *Bryum*-Arten usw.

Der den genannten Moosen eigene Farbstoff ist sicher nicht in jedem Fall der gleiche, doch ist er bei den einzelnen Arten gewiß sehr ähnlich. Er variiert stark in den Farbtiefen, hat aber stets einen ins Violett, nie ins Gelb gehenden Ton. In bezug auf seine Reaktionen gegen Säuren und Alkalien zeigt er sich in den genannten Fällen völlig identisch. Es sind dies freilich Reaktionen, die vielen Pflanzenfarbstoffen gemeinsam sind: Umschlag der roten bzw. violetten Farbe in Hellrot bei Säurezusatz, Umschlag in Blau bei Zusatz von $NH_3$.

Wenn auch bei *Ceratodon purpureus* etwa $NH_3$ Grünfärbung, statt Blaufärbung hervorruft, so weist das nicht auf eine andere Gruppe von Farbstoffen hin, sondern nur auf eine durch das Vorhandensein von Chlorophyll oder von gelben Farbstoffen erzeugte Mischfarbe. (Hierzu Willstätter (18).) Man kann jenen Farbwechsel immer wieder neu durch wechselnden Zusatz von Säure und Alkalien erzielen.

Dr. Paul schloß bereits 1908 aus diesen Reaktionen auf eine Verwandtschaft des *Sphagnum*-Farbstoffes mit Anthozyan und auch Molisch reiht ihn in seiner Mikrochemie 1913 dem Anthocyan an. Ich werde ihn im folgenden kurzweg Membran-Anthocyan nennen.

Der Hauptunterschied, der zwischen ihm und dem bei höheren Pflanzen so verbreiteten Zellsaftanthocyan besteht, ist eben seine Lokalisierung in den Membranen und seine damit im Zusammenhang stehende Schwerlöslichkeit. Die Eigenschaft als Membranfarbstoff ist zur Erklärung derselben keineswegs ausreichend, da viele Membranfarben, wie etwa die der Farbhölzer, leicht löslich sind.

Die feste Bindung des Farbstoffes in der Membran ist bei der 2. Gruppe, die alle gelben, braunen und braunroten Moosfarbstoffe umfaßt, genau ebenso. Auch diese Gruppe ist durch gleiche Farbveränderungen in saurer bzw. alkalischer Lösung charakterisiert, die von denen der roten Farbstoffgruppe deutlich verschieden sind. Sie bestehen in einem Hellerwerden der Farbe, meist Gelbwerden bei Säurezusatz und einer tiefen Braun- bzw. Orangefärbung bei Zusatz von Alkalien. Nicht allein durch diese Reaktionen, sondern auch durch ihre Bindung in der Membran sind sie wohl den Phlobaphenen, die den Rinden vieler Hölzer eine braune oder braunrote Färbung verleihen und sich

durch Sauerstoffaufnahme aus Gerbstoffen bilden sollen (s. Walter (16), sowie Molisch (8)), zu vergleichen oder einzureihen.

Farbstoffe dieser Gruppe sind vorhanden vor allem in den braunen Sphagnen, wie *Sphagnum Dusenii, Sphagnum fuscum* usw., den gelben oder braunen Seten der Moossporogone, ja in weitaus den meisten Fällen einer Färbung bei Moosen. *Schistidium apocarpum* z. B. hat ein von Limpricht (7) als „purpurn" bezeichnetes Peristom, das in Wirklichkeit auch nur tiefrotbraun ist, was seine Gelbfärbung mit Säure zeigt. Auch bei Verletzungen, Druck oder Schädigungen verschiedener Art treten solche braune Farbstoffe in den Membranen der geschädigten Zellen oder Zellgruppen auf.

Was die Natur und somit das Zustandekommen dieser Farbstoffe betrifft, so scheinen sie weniger einheitlich zu sein als die Gruppe der Membrananthocyane. Diese Annahme gründet sich auf die Tatsache, daß ich einen Teil dieser braunen Farbstoffe künstlich durch chemische Agentien, also auch am toten Material, hervorrufen konnte, andere hingegen nicht. Dieser Vorgang künstlicher Färbung — es handelt sich teilweise nur um einen beschleunigten Eintritt der Färbung — sei an einem Beispiel erörtert: Bringt man grüne, junge Seten von *Funaria hygrometrica* in verdünnte Kalilauge, so nehmen sie in kürzester Zeit eine bräunliche, dann braunrote Färbung an, die der am lebenden Material beim Reifen oder bei Verletzung auftretenden entspricht, die gleichen Farbänderungen bei Zusatz von Säure und erneutem Alkali aufweist, und wohl mit ihr identisch ist. Dieser gleiche Vorgang findet z. B. an Blättern und Stämmchen von *Cratoneurum commutatum,* an *Fissidens adiantoides* usw. statt. Es ist daraus abzuleiten, daß die Färbung hier auf einer einfachen Veränderung des in den Membranen schon vorhandenen Gerbstoffes beruht. Es ist ja bekannt, daß z. B. Tannin (= Pyrogallussäure) durch verdünnte Alkalien in Gallussäure übergeht; die Alkalisalze derselben aber an der Luft Sauerstoff aufnehmen und sich braun färben. (Richter (12).) Man könnte an einen ähnlichen, rein chemischen Prozeß denken. Auch von Schönau hat in seinen Laubmoosstudien (Flora 1913) die Bräunung von *Polytrichum* in alkalischem Wasser auf eine Oxydation des Gerbstoffs zurückgeführt. Sicherheit darüber kann nur die chemische Analyse bringen.

Bei Sphagnenarten hingegen, die unter gewissen Umständen mehr oder minder intensiv braungefärbte Membranen aufweisen, ist mir die Hervorrufung der Farbe durch Einwirkung von Lauge oder alkalihaltiger, verdünnter $H_2O_2$-Lösung nicht gelungen. (Eine Färbung durch Einwirkung von Oxydasen zu erzielen, wurde nicht versucht.) Es liegt hier anscheinend in der Färbung ein anderer chemischer Prozeß vor, der wohl in der abweichenden Natur des diesem Farbstoff zugrundeliegenden Gerbstoffes begründet ist. Dieser ist sicherlich dem der roten Sphagnen näher

verwandt als dem der übrigen sich bräunenden Moose. Ich muß hierzu einiges über die Zellwandreaktionen bei Moosen sagen. Czapek (1) stellte 1899 auf Grund älterer Literaturangaben und eigener Beobachtungen fest, daß die Zellulosereaktion bei Moosen direkt nur in wenigen Fällen eintritt, daß die Membranen vielmehr im allgemeinen andere Reaktionen geben:

1. die Millonsche Reaktion,
2. eine schwarzgrüne Farbreaktion mit Eisenchlorid, sowie lebhafte Gelbfärbung mit kalter Natronlauge. Diese beiden Reaktionen schließen sich sehr oft gegenseitig aus, in anderen Fällen dagegen sind sie an ein und demselben Objekte zu erzielen.

Czapek führte jene 1. Reaktion auf einen in den Membranen enthaltenen phenolartigen Körper zurück, den er, da er allen Sphagnen typisch eingelagert ist, Sphagnol nannte, und bezeichnete die gerbstoffartige Verbindung, welche die 2. Reaktion liefert, „vorläufig" als „*Dicranum*-Gerbsäure". Sie ist in sehr vielen Laubmoosen enthalten, typisch in *Dicranum, Leucobryum* usw.

Auf den Zusammenhang dieser beiden, leider nur wenig geklärten Stoffe mit den Färbungen kommt Czapek nicht zu sprechen.

Zunächst ist festzustellen, daß die oben erwähnten Reaktionen ebenso an den gefärbten Organen der Moose verlaufen. Die Färbung aber tritt meist in einem ziemlich späten Entwicklungsstadium der Organe auf — eine Ausnahme machen die Rhizoiden von *Fossombronia* —, sie ist etwas Nachträgliches und allmählich Fortschreitendes. Selbst an den am intensivsten gefärbten Ästen ganz tiefviolettroter Sphagnen findet man bei Enthüllung des Vegetationskegels die allerjüngsten Blättchen grün. Ebenso sind die jungen Schuppen der Lebermoose, z. B. von *Plagiochasma*, ungefärbt. Wichtig ist, daß auch an diesen Organen schon sehr früh die Zellulosereaktion durch die Sphagnolreaktion verdeckt ist; so erhält man z. B. an ganz jungen grünen Sphagnenästen deutliche Millonsche Reaktion.

Es besteht also kein so unmittelbarer Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein des „Gerbstoffes" in der Membran und der Färbung, wie Gravet (3) das etwa angenommen hatte.

Daß ich trotzdem eine enge Beziehung zwischen dem die Zellulosereaktion verdeckenden, in der Membran befindlichen Körper und dem Farbstoff annehme, geht ja schon aus dem oben für die braunen Farbstoffe Gesagten hervor. Es sei hier noch einmal wiederholt, daß ein Teil derselben als einfache Oxydationsprodukte von Gerbsäuren angesehen werden. Für den roten Farbstoff von Sphagnen, Marchantien usw., also kurz das Membran-Anthocyan, sowie wahrscheinlich auch für die braunen Sphagnenstoffe, ist andererseits ein enger Zusammenhang mit

dem die Millonsche Reaktion bedingenden „Sphagnol" meiner Ansicht nach vorhanden. Nur dürfte hier zur Farbstoffbildung ein anderer chemischer Vorgang als oben, etwa eine Glykosidbildung, notwendig sein. — Diese Annahme ist einerseits damit zu begründen, daß, wie sich bei meinen später anzuführenden Untersuchungen herausstellte, das Löslichkeitsverhältnis des *Sphagnum*-Farbstoffes dem des „Sphagnols" identisch zu sein scheint, andererseits die Ähnlichkeit des *Sphagnum*-Farbstoffes mit den von Willstätter aufgeklärten Anthocyanen chemisch und physiologisch sehr groß sein dürfte. Da über das „Sphagnol", zur Zeit wenigstens, nichts weiter bekannt ist als seine Phenolnatur, so steht, glaube ich, theoretisch obiger Annahme nichts im Wege. Ebenso wie die Anthocyane mit Zucker gepaarte, mehrwertige Phenole, Glykoside der Anthocyanidine sind, könnte hier im Farbstoff ein Glykosid des in der Membran schon vorher vorhandenen Phenols oder eines Derivates desselben vorliegen.

Ob diese Vorstellung das Richtige trifft und welcher Prozeß aus dem farblosen „Sphagnol" die Farbkomponente tatsächlich hervorrufen würde, kann nur durch rein chemische Untersuchung geklärt werden.

Mikrochemisch ist das Vorhandensein von Zucker in den gefärbten Sphagnen nicht nachzuweisen, da die beste Nachweisreaktion, die Fehlingsche Probe, hier versagt. Man erhält nämlich mit allen Sphagnen, gefärbten und ungefärbten, vollkommen unterschiedslose starke Kupferoxydulabscheidung, desgleichen etwa an roten *Marchantia*- und weißen *Fegatella*-Schuppen. Auch Phenole reduzieren eben Fehlingsche Lösung, so daß der positive Ausfall der Probe hier nichts weiter ist als eine Bestätigung der Millonschen Reaktion.

Es sei hier der mikrochemische Befund an 2 nahe verwandten Lebermoosgattungen *Frullania* und *Radula* eingeschaltet. Bei *Frullania dilatata* liegt ein besonders ausgeprägter Fall der braunen Membranfärbung vor. Die Pflanzen, die ich untersuchte, zeigten vor allem starke Rotbraunfärbung der Wassersäcke und der die Geschlechtsorgane umhüllenden Blätter. Es fällt auf, daß sich im optischen Durchschnitt weiße Zellecken scharf von den rotbraunen Membranen abheben. Sie fallen auch bei allen künstlichen Färbungen durch ihre andere Farbspeicherung auf und erwiesen sich mit Hilfe der Metallspeicherreaktion nach Deveaux als Pektinmembranen. Mit $FeCl_3$ aber nehmen sie, ebenso wie die übrige Membran, eine blauschwärzliche Farbe an, enthalten also ebenfalls Gerbstoff. Die Tatsache, daß die stets rein grüne *Radula complanata* so oft mit tief gefärbten Frullanien — kupferroter *Frullania tamarisci* oder schwärzlicher *Frullania dilatata* — vergesellschaftet an Rinden vorkommt, also unter vollkommen gleichen Licht- und Feuchtigkeitsverhältnissen, veranlaßte mich, ihr mikrochemisches Verhalten zu vergleichen. Ich erhielt folgende Reaktionen:

| | Chlorzinkjodprobe | Chlorzinkjodprobe nach Kochen mit KOH | Gerbstoffprobe mit $Fe\,Cl_3$ | Millonsche Reaktion | Alkalien s. B. KOH | Fehlingsche Probe | Konz. $H_2SO_4$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Frull. dil. grün | negativ | sehr intensiv positiv m. Ausnahme der Ecken | positiv | sehr schwach positiv | Dunkelfärbung der Wände | Spärlich positiv Reakt. | Gleich rasch gelöst |
| Frull. dil. braun | negativ | desgl. | positiv | — | — | desgl. | |
| Radul. compl. | schwach positiv | desgl. | negativ | schwach positiv | Wände ungefärbt. Gelbfärbung des Inhalts | Stark positiv Reakt. | |

(Siehe Anmerkung!)

Ergebnis: Die den Membranen von *Frullania* und *Radula* eingelagerten Stoffe sind nicht gleich. Der Hauptunterschied besteht in dem einseitigen Vorhandensein von sog. „*Dicranum*-Gerbsäure" bei *Frullania*. — Sie ist also der für die natürliche Färbung bei Frullanien maßgebende Faktor. — Außerdem unterscheiden sich die beiden Jungermanniaceen bezüglich ihres Zellinhalts, d. h. wahrscheinlich der Zusammensetzung ihrer Ölkörper.

Da die Frage nach der Art der Entstehung des Membranfarbstoffes nicht durch eine direkte Beobachtung, sondern nur durch Schlüsse beantwortet werden kann, so sei auch noch zur Unterstützung meiner Annahme ein indirekter Beweis angeführt. Der rote Farbstoff könnte vom Zellinhalt gebildet sein und erst nachträglich in fertigem Zustand die Membran infiltrieren. Ich habe nie diesen Eindruck gewonnen. An den Antheridiengruben von *Marchantia* zwar, die, wie oben beschrieben, im Zellsaft Anthocyan enthalten, sind im älteren Stadium oft die Wände rot gefärbt, statt des Inhaltes. Doch finden sich auch dazwischen solche, die gleichzeitig reichlich Anthocyan im Zellsaft und schon tief gefärbte Wände haben. Nach Plasmolysierung tritt das deutlich hervor und es heben sich die rein roten Inhaltskugeln von der violettroten Membran scharf ab. Ich glaube auch hier an eine unabhängige Farbstoffbildung der Membran, um so mehr als ich während meiner Untersuchungen an *Sphagnum* niemals eine Beobachtung gemacht habe, die die Gegenansicht stützen würde. Ich habe nie Anthocyan im Zellsaft der Sphagnen gesehen, sondern im Gegenteil

---

Anmerkung. Nachträglich fand ich bei Czapek, Flora Bd. 86, eine Angabe über die Membranreaktionen von *Radula* und *Frullania*, die etwas von meinen Befunden abweicht. Er fand weder bei *Radula* noch bei *Frullania* Millonsche Reaktion. — Bei *Radula* würde ein neg. Ausfall der $FeCl_3$ Reaktion einerseits, der Millonschen andrerseits, wie er nach Czapek besteht, die so auffallende Verstärkung der Zellulosereaktion durch vorheriges Kochen mit Lauge unerklärt lassen!

stets die Meinung gewonnen, daß der rote Farbstoff, ebenso wie der braune, erst in der Membran gebildet wird. Man müßte wohl auch, wenn die Aufnahme des Farbstoffs in die Membran unmittelbar erfolgen würde, Stadien finden, bei denen zwar die Wand der inhaltführenden Zellen schon rot wäre, die der Hyalinen dagegen nicht.

Wohl ist der Farbstoff, wie sich aus den im folgenden zu beschreibenden Versuchen ergab, je nach seinem Alter verschieden stark in der Membran festgehalten; doch gilt das jedenfalls auch für die ungefärbte phenolische der Membran eingelagerte Substanz, die gleichzeitig mit dem Farbstoff aus der Membran verschwindet.

Die Versuche, den Farbstoff in Lösung zu bringen, verursachten anfänglich große Schwierigkeiten, da sich die rote Farbe in keinem der üblichen Lösungsmittel (Wasser, Alkohol, $CS_2$, Chloroform usw.) weder in der Kälte, noch in Siedehitze löste. Auch nach mechanischem Zerreiben der getrockneten Sphagnen im Mörser ließ sich der Farbstoff durch warmen Alkohol nicht ausziehen. Es wurden auch verdünnte Säuren ohne Erfolg angewandt.

Herrn Geheimrat Willstätter, dem ich auch an dieser Stelle ergebenst danken möchte, verdankte ich schließlich den Rat, als Lösungsmittel Alkohol mit 1—5% Salzsäure zu versuchen. Es gelang auf diese Weise leicht einen Teil des Farbstoffs in Lösung zu bringen. Völlige Entfärbung der Pflanzen erzielte ich dann mit dem gleichen Lösungsmittel erst bei energischem Erhitzen unter Druck.

Es folgen die Einzelheiten dieser Versuche.

A. Orientierungsversuche:

Mehrere zerschnittene Sphagnenköpfe und Stämmchenstücke von *Sphagnum rubellum* wurden gebracht:

1. in 96 % schwach angesäuerten Alkohol (2 ccm konz. HCl auf 98 ccm 96 % alk.),
2. in 96 % Alkohol ohne Säurezusatz,
3. in abs. Alkohol + 2 % HCl.
4. in abs. Alkohol ohne HCl-Zusatz.

Die Versuche wurden in je 4 ccm Lösung in Reagenzgläsern ausgeführt. Bei 1. zeigte sich schon in wenigen Minuten in der Kälte eine ganz leichte Rotfärbung der Flüssigkeit. 2. und 4. waren am nächsten Tag grünlich; anscheinend war nur das Chlorophyll gelöst. 3. vollkommen ungefärbt. Auch nach monatelangem Stehen zeigten 2, 3 und 4 keine Farbveränderungen. Dagegen erhielten Proben von 2. und 4. eine schwach rötliche Farbe, wenn sie mit HCl versetzt oder erhitzt wurden. Es ist vielleicht anzunehmen, daß eine sehr geringe Farbstoffmenge durch den Alkohol gelöst, aber durch das Chlorophyll verdeckt war, und erst nach Zerstörung desselben zum Vorschein kam.

Auch nach vielstündigem Erhitzen der roten *Sphagnum*-Stücke in 96 % angesäuertem Alkohol, der wiederholt gewechselt wurde, konnten die Pflanzenteile nur unvollständig entfärbt werden. Es wurde daher versucht, vollständige Entfärbung durch Anwendung höherer Temperatur, also unter Druck zu erzielen.

### B. Autoklavenversuch.

Eine geringe Menge tiefroter Köpfe und Stämmchenstücke von *Sphagnum rubellum* wurde im Erlenmeyerkolben mit Rückflußkühler in angesäuertem Alkohol (ca. 4 ccm HCl in 100 ccm Flüssigkeit) so lange erhitzt, bis eine weitere Vertiefung der Flüssigkeitsfarbe nicht mehr festzustellen war. Die Pflanzenstücke zeigten nach dieser Behandlung nur eine geringe Farbschwächung. Die Flüssigkeit war von schön weinroter Farbe im durchfallenden Licht. Sie wurde abfiltriert (Auszug I.) und die Pflanzen wurden noch einmal mit frischem Alkohol-Säure-Gemisch diesmal auf dem Wasserbad, etwa 2 Stunden gekocht. Dieser 2. Auszug war nur mehr schwach rot gefärbt, obwohl die Pflanzenstücke noch reichlich Farbe enthielten.

Die Pflanzen kamen nun in eine Patentflasche, die zur Hälfte mit dem Alkohol-Säure-Gemisch angefüllt war. Damit ein starkes Erhitzen möglich war, wurde die Flasche in einen Wasserdampf-Autoklaven gebracht, wo eben auch von außen auf die Wandung ein starker Druck ausgeübt wurde, der dem im Innern entstehenden entgegenwirkte. Die Flasche wurde im Autoklaven 1 Stunde lang auf 120° (1 Atmosphäre Wasserdampfüberdruck) erhitzt; das bedeutete in der Flasche einen Druck von ca. 4 Atmosphären. (Sättigungsdruck von Äthylalkohol bei 120° = 3220 mm.)

Der Erfolg war, daß die Flüssigkeit hellrot gefärbt, die Mehrzahl der Pflanzen nahezu, einige wenige Stämmchenstücke vollkommen entfärbt waren.

Es war hierdurch erwiesen, daß der Farbstoff der roten Sphagnen durch angesäuerten 96 %igen Alkohol bei 120° vollkommen aus der Membran gelöst werden kann.

Ein Versuch, durch einfaches Erhitzen unter Überdruck in Wasser das Membrananthocyan von *Sphagnum rubellum* gelöst zu erhalten, scheiterte. Es wurde allerdings nicht über 135° erhitzt. Da die Pflanzen aber hierdurch ihre schön weinrote Farbe eingebüßt hatten und braun geworden, zum Teil nahezu entfärbt waren und auch die Flüssigkeit leicht braun war, wurde auf eine Wiederholung des Versuchs bei höherer Temperatur verzichtet. Es war ja erwiesen, daß der Farbstoff auf diese Weise zerstört wurde. Es sei nur kurz erwähnt, daß sich die braune Farbe der Pflanzenstücke, wie der Lösung, durch Säure nicht veränderte und daß die Lösung negative Millonsche, aber positive Fehlingsche Probe ergab.

C. Prüfung des roten, alkoholischen Farbauszugs (Auszug I)

a) auf Farbreaktionen des Anthocyans:

Durch $NH_3$ schlug die Farbe in Blaugrün um.

b) auf Gerbstoff:

Eine Probe des Farbauszugs ergab mit gleichem Volumen einer wässrigen Kaliumbichromatlösung eine tiefkastanienbraune Lösung. (Der in wässriger Lösung durch Gerbstoff entstehende kastanienbraune Niederschlag wird durch Alkohol-Säure-Gemisch gelöst, die Lösung behält aber die Farbe.) a und b dürfen wohl als positiver Nachweis für einen Stoff der Anthocyangruppe gelten.

c) Eindampfen der Lösung:

Bei langsamem Verdunsten sowohl wie bei Verdampfen der Lösung über einer kleinen Flamme blieb ein geringer brauner amorpher Rückstand. Nebenbestandteile in der Lösung verhinderten wohl das Auskristallisieren des Farbstoffs.

d) Spektrum der sauren alkoholischen Farbstofflösung:

Zur Untersuchung wurde ein Spektroskop von Zeiß verwandt und eine Flüssigkeitssäule von 20 mm vor den Spalt gebracht. (Konzentration kann nicht angegeben werden.) Das durch den Alkohol mitgelöste Chlorophyll war durch die Säure zerstört und konnte, wie ein Vergleich mit einem Chlorophyllspektrum zeigte, bei der Betrachtung vernachlässigt werden. Es zeigte sich

1. eine starke Absorption im Violett und Blau, so daß das Spektrum um ca. 15 Skalenteile vom violetten Ende her verkürzt war, d. h. es fehlten also die Wellenlängen von etwa 450 $\mu\mu$ abwärts;
2. eine starke Absorption im übrigen Blau; vor allem aber im Grün, das ganz dunkel erscheint, ohne aber eine deutliche schwarze Bande aufzuweisen. Auch das Gelb war leicht geschwächt. All diese Farben erschienen gleichsam von leichtem Schwarz überlagert.[1])

e) Prüfung der entfärbten *Sphagnum*-Stücke:

Die Stämmchenstücke, die nach der Behandlung im Autoklaven nahezu farblos waren, waren so stark mazeriert, daß sie beim Fassen mit der Pinzette fast zerfielen. An ihnen wurde die Zelluloseprobe auf 2 Methoden mit stark positivem Resultat gemacht:

*α*) mit Chlorzinkjod,
*β*) mit Jodjodkalium + 1 Tropfen $H_2SO_4$ (2 Teile konz. $H_2SO_4$ + 1 Teil Wasser, Reaktion nach Molisch).

[1]) Die alkoholische Farblösung ist nicht lichtbeständig; sie blaßt bei starker Belichtung rasch ab.

Zur Kontrolle dienten Äste und Blätter von grünem, frischem *Sphagnum acutifolium* und *Sph. cymbifolium* sowie ein weißes, anscheinend abgestorbenes Ästchen von *Sphagnum rubellum*. An all diesen zeigte sich mit dem intensiveren, unter β) angeführten Reagens keine Spur von Blaufärbung.

Wie sich bei späteren Versuchen an grünem *Sphagnum acutifolium* herausstellte, genügt zur Erlangung einer positiven Zellulosereaktion Kochen in angesäuertem Alkohol bei gewöhnlichem Druck oder starkes Kochen mit verdünnter wässriger HCl-Lösung bei gewöhnlichem Druck. Es scheint hierdurch der Gerbstoff zwar von der Zellulose getrennt, aber nicht gelöst bzw. zerstört zu werden; darauf deutet der Ausfall folgender Versuche:

Es wurde die Millonsche Probe, die, wie oben erwähnt, an frischen Sphagnen aller Arten, grünen und gefärbten, sehr intensiv ausfällt, angewandt auf Pflanzen, die

1. durch Behandlung im Autoklaven völlig entfärbt worden waren. — Die Probe fiel negativ aus;
2. a) mit verdünnter Säure gekocht waren und die Zellulosereaktion ergeben hatten. — Ausfall der Probe trotzdem positiv,

   b) mit Alkohol-Säure-Gemisch mehrmals gekocht und gut ausgewaschen waren und wie 2a die Zellulosereaktion ergeben hatten. — Ausfall der Probe wie bei 2a positiv.

Das Ergebnis dieser Versuche sei dahin zusammengefaßt: ein vollständiges Herauslösen des Farbstoffs aus der Sphagnenmembran gelang nur unter Anwendung von Temperatur über 100° in saurer alkoholischer Lösung. Hierbei ist folgende Einschränkung notwendig: Es gilt dies nur für ältere, intensiv rote Pflanzenteile. Der rote Farbstoff aus jungen Teilen, in denen er erst kurze Zeit gebildet ist, läßt sich verhältnismäßig leicht ausziehen. So entfärbten sich z. B. hellrote Antheridienäste und Stämmchenstücke der Antheridienregion von sonst grünem *Sphagnum acutifolium* schon nach ca. 1stündigem starkem Kochen im Alkohol-Säure-Gemisch bei gewöhnlichem Druck. (4 % Säure.) Die Pflanzenstücke erwiesen sich unter dem Mikroskop als vollständig farblos, sie zeigten positive Zellulosereaktion, negative Millonsche Probe. Gelbbraunen Sphagnen sowohl wie einer stark braunen Hypnacee, *Cratoneurum commutatum*, wurde ebenfalls mit Alkoholsäuregemisch Farbe entzogen, die Versuche aber hier nicht bis zur völligen Entfärbung fortgesetzt. Das Verhalten des braunen Farbstoffs gegen Lösungsmittel ist jedenfalls nach diesen Vorversuchen ein dem des roten ganz analoges.

Während ich, wie oben angeführt, aus der aus *Sphagnum rubellum* gewonnenen Farblösung keine Kristalle erhalten konnte, gelang es wiederholt, den Farbstoff in den Stämmchenzellen von *Sphagnum rubellum* zur Kristallisation zu bringen. Das Verfahren war folgendes:

Intensiv rote Stämmchenstücke wurden in 96 % Alkohol + 2 % (konz.) HCl im Reagenzglas auf dem Wasserbad energisch gekocht, bis die Flüssigkeit nahezu verdampft war, und dies mehrere Male nacheinander wiederholt. Nach diesem Verfahren waren die Stämmchenstücke bedeutend heller, doch makroskopisch noch rot und stark mazeriert, so daß sie beim Fassen mit der Pinzette leicht zerfielen. Unter ihnen befanden sich dann meist solche Stücke, die bei mikroskopischer Betrachtung in Alkohol-Säure-Gemisch helle Wände zeigten, deren Zellen aber tiefkarminrote Kristalle enthielten. Es waren Kristallnadeln, oft pinsel- oder büschelartig vereinigt, oder sie hatten die Form von Sphaeriten. Fig. 1 zeigt solche Farbkristalle.

In Wasser zerflossen die Kristalle, vor allem beim Erhitzen. Durch verdünnte KOH lösten sie sich momentan mit rein blauer

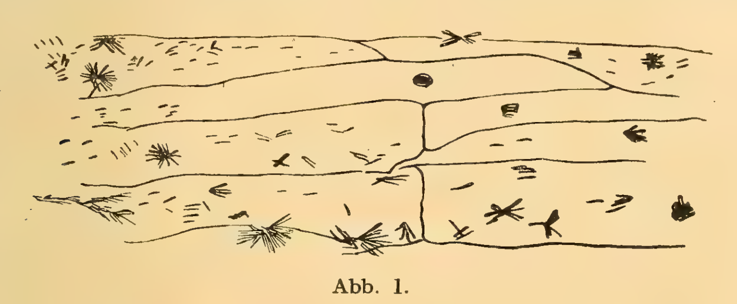


Abb. 1.

Farbe, nur zwischendurch blieben hellblaue Kristallbüschel bestehen.

Ob der Farbstoff nach Lösung der Kristalle in heißem Wasser unmittelbar wieder von den Wänden aufgesogen wurde, konnte nicht festgestellt werden, da Plasmolyse mißlang. Wurden die Kristalle durch Zusatz von Alkalien gelöst, so befand sich der Farbstoff ausschließlich im Zellsaft, wie das durch Plasmolysierung mittels Salpeterlösung zu sehen war.

Die beschriebene Kristallisation spricht, meiner Ansicht nach, wiederum für die Zugehörigkeit des roten Membranfarbstoffs zur Gruppe der Anthocyane.

## III. a) Experimentelle Untersuchung der Membranfärbung.

Mikrochemisch war also das Zustandekommen der *Sphagnum*-Färbung nicht sicher festzustellen. Während die Braunfärbung vieler Laubmoosorgane durch Oxydation in alkalischer Lösung zu erzielen war, konnte eine Färbung des Sphagnols in der Membran grüner Sphagnen — der sich rötenden wie der sich bräunenden Arten — künstlich auf chemischem Wege nicht bewirkt werden.

Dagegen gelang es auf physiologischem Wege, experimentell die Färbung zu erzielen und so den für das Zustandekommen maßgebenden Faktoren näher zu kommen.

Die Beobachtungen vieler Moosforscher über Auftreten und Stärke der Farben am natürlichen Standorte sowie der Unterschied im Farbenbild eines Hochmoors je nach der Jahreszeit gaben Anlaß zu folgenden Fragestellungen:

Sind die Färbungen direkt und ausschließlich vom Licht abhängig?

Kann die Wirkung des Lichts durch andere Faktoren ersetzt werden?

Haben Trockenheit und Wärme Einfluß auf die Färbung? [1])

Durch den Vergleich mit anderen pigmentierten Moosen war weiterhin die Frage gegeben: Sind die für das Zustandekommen der Färbung wesentlichen Faktoren überall die gleichen?

Die Beantwortung dieser Fragen wird nun an Hand der Versuchsresultate zu geben sein.

## 1. Experimente an Moosen mit anthocyanartigen Membranstoffen.

### a) *Sphagnum rubellum, medium, acutifolium* usw.

Die ersten Versuche, die wegen ihrer schlechten Resultate nicht des Näheren erörtert werden sollen, hatten mir doch folgende Gewißheiten gegeben:

In destilliertem Wasser, Regenwasser, Oehlmannscher Nährlösung (1 Teil $MgSO_4$, 2 Teile $Na_2HPO_4$, 2 Teile $KNO_3$) treiben rote Sphagnen bei schwacher und mäßiger Beleuchtung rein grünen Zuwachs. Das Licht an den beleuchtetsten Stellen eines Südkulturhauses ist in den Wintermonaten bis ins Frühjahr hinein zur Rötung nicht ausreichend.

Die roten Teile verlieren ihre Farbe auch im Dunkeln oder bei schwacher Beleuchtung nie, solange sie nicht etwa durch Mikroorganismen, gegen die sie durch die antiseptische Wirkung des Sphagnols übrigens sehr geschützt sind, zerstört werden.

Künstliche, Tag und Nacht über eine Woche hindurch andauernde Beleuchtung von ca. 10 000 Lux bei gleichzeitig sehr tiefer Temperatur blieb ohne jeglichen Einfluß.

Die Sphagnen sind gegen starke Bestrahlung und Erwärmung äußerst empfindlich im feuchten Zustande.

Die nun zu beschreibenden Versuche sind mit fortlaufenden Buchstaben bezeichnet.

---

[1]) Es sei hier angefügt, daß Dr. Paul mir gegenüber schon zu Beginn meiner Versuche die Vermutung geäußert hat, daß auch für die Färbung der Sphagnen Ernährungsverhältnisse maßgebend sein dürften, wie dies ja für Anthocyanbildung im Zellsaft seit langem bekannt ist.

Versuch A:

Rote *Sphagna acutifolia* kamen Ende Januar in ein kleines Glas mit destilliertem Wasser und wurden, mit einer Glasglocke bedeckt, in einem Südkulturhaus bei mäßiger Beleuchtung aufgestellt. — Im Laufe eines Monats hatten sie rein grüne Zuwachsspitzen gebildet, die in der Folgezeit immer mehr zunahmen. (Die Kontrollpflanzen im vollen Licht waren im Verlauf dieser Zeit an zu intensiver Erwärmung unter der Glocke zugrunde gegangen.) Nach mehreren Monaten hatten die rein grünen Zuwachsstücke die ursprüngliche Länge der Pflanzen um ein Doppeltes überholt. Das destillierte Wasser, das infolge der Bedeckung kaum verdunstete, wurde nur äußerst selten ergänzt. Ende August war das Aussehen folgendes: Pflanzen frisch, durch das Etiolement langgezogen und schmächtig, schwach beästet und beblättert. Die Köpfe waren rein grün, die Stämmchen der Zuwachsstücke dagegen rot. (Der untere, ursprüngliche Teil der Pflanzen war rot wie zu Beginn des Versuchs.)

4 Wochen später, gegen Ende September, war auch eine beginnende Färbung der *Sphagnum*-Köpfchen von unten her zu konstatieren, die abstehenden Äste waren nun zum großen Teil rot.

3 Monate später (Beobachtung 22. XII.) waren bei $^1/_4$ der Versuchspflanzen die Köpfchen ganz rot, bei $^1/_4$ teilweise gerötet, bei $^2/_4$ grün.

Es zeigten diese Resultate:

1. daß ein Austrocknen zur Rötung nicht nötig ist, da die mit Glocke bedeckten Pflanzen nie trocken waren;
2. daß die Zufuhr an anorganischen Nährstoffen nur minimal zu sein braucht, da die Pflanzen nur mit destilliertem Wasser versorgt wurden, das monatelang nicht gewechselt wurde;
3. daß die Rötung, wenn Köpfchen und Stämmchen annähernd gleichmäßig beleuchtet sind, wie im geschilderten Versuch, wo die Pflanzen ganz locker aus dem Glase heraushingen, zuerst am Stämmchen auftritt;
4. daß eine längere Zeit unter der Norm liegende Zufuhr an anorganischen Stoffen eine Rötung bereits bei einer Beleuchtungsstärke ermöglicht, die unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht dazu ausreicht, Rötung hervorzurufen.

Der Versuch machte es also bereits wahrscheinlich, daß die durch ungenügende anorganische Ernährung hervorgerufene Wachstumshemmung schuld an der Rötung war.

Dieses folgte auch ganz analog für Braunfärbung von Sphagnen aus einem Versuch mit einem Sphagnum der cymbifolium-Gruppe, das ebenfalls in destilliertem Wasser kultiviert wurde und dessen lange, grüne Zuwachsstücke im Verlauf mehrerer Monate braun geworden waren, obwohl das Versuchsglas am Fenster eines Nordzimmers aufgestellt war.

Versuchsreihe B:

Versuche, die die Wirkung verschiedener Medien auf *Sphagnum rubellum* prüfen sollten und am 7. V. angesetzt waren, ergaben bei Abschluß am 18. VII. folgendes Resultat (die Aufzählung geschieht nach dem Grad der erreichten Rötung):

a) Traubenzucker 1 %. Sphagnum stark weinrot; Farbe von ganz außergewöhnlicher Tiefe schon nach 5wöchentlicher Versuchsdauer.

(b) Rohrzucker 1 %. Schaltet aus der Betrachtung aus, da die Pflanzen schlecht geworden waren.)

c) Rohrzucker 0,2 %. *Sphagnum* vollkommen rot, Farbe aber nicht so intensiv wie bei a.

d) Traubenzucker 0,2 %. Köpfchen teils gelblich rot, teils rot, nirgends grün.

e) Destilliertes Wasser. Pflanzen zum Teil gelblich, größter Teil rot. An einigen wenigen Köpfchen sind grüne Spitzen zu sehen.

f) Moorwasser. Pflanzen mischfarben, gelblich mit rot, einzelne Köpfchen im Innern grün. — Es ist noch zu bemerken, daß natürlich auch in dem Zeitpunkt des Eintritts der Färbung ein gewaltiger Unterschied zu sehen war; so war z. B. a nach 1 Monat schon stark rot gefärbt, während f noch rein grün war.

Versuche der gleichen Reihe mit Stärke-, Lävulose- und Lecithinlösung, sowie Torfabsud und Torfabsud + anorganischer kalkfreier Nährlösung blieben resultatlos, da die Pflanzen nach kurzer Zeit eingingen.

Versuch C.

Rotes *Sphagnum medium* mit kurzen, grünen Spitzen an Köpfen und Ästen wurde in folgenden Lösungen angesetzt:

a) in Regenwasser,
b) in destilliertem Wasser,
c) in 1 % Traubenzuckerlösung,
d) in 2 % Traubenzuckerlösung,

und zwar in 2 Serien, die eine im Freien, die andere im Kulturhaus.

Die Freilandpflanzen befanden sich in einem in ein Regenwasserfaß hängenden Tragkorb, so daß sie von unten gekühlt wurden. Der am 20. VI. angesetzte Versuch zeigte trotz meist regnerischen und trüben Wetters folgendes Resultat:

Freilandpflanzen von

a) stark grün,
b) schwächer grün, doch noch zahlreiche rein grüne Äste,
c) vereinzelte grüne Äste,
d) rein rotbraun.

Die Kontrollpflanzen im Kulturhaus zeigten ebenfalls eine Abstufung in diesem Sinn, aber weniger deutlich.

Versuch D

wurde ganz analog Versuch C, doch mit *Sphagnum acutifolium*, angestellt; zu den bei C verwandten Lösungen kam noch 1 % Rohrzuckerlösung. Das Resultat war dem von Versuch C analog; der Rohrzucker aber war von geringerer rötender Wirkung als der Traubenzucker.

Da der Kultur im Freien, wie ich bei den vorangehenden Versuchen empfunden hatte, große Hindernisse im Weg standen und die Resultate natürlich auch durch Regengüsse usw. leicht beeinträchtigt werden, andrerseits die Pflanzen gegen die starke Erwärmung im gut beleuchteten Glashaus sehr empfindlich waren, wurde nun eine andere Versuchseinrichtung getroffen, die in allen weiteren Sphagnenversuchen Anwendung fand. Die Versuchsgefäße wurden bis zur halben Höhe in ein großes Faß getaucht, das durch Zu- und Ablauf ständig mit fließendem Wasser gefüllt war und in einem Südkulturhaus stand. Die Temperatur im Faß stieg so an den heißesten Tagen nicht über 14° C.

Versuch E.

*Sphagnum acutifolium*:

a) in Regenwasser, } im Faß gekühlt;
b) in 1 % Traubenzuckerlösung, } im Faß gekühlt;
c) in Regenwasser, außerhalb des Fasses.

Nach 3 Wochen Rötung bei allen 3 Versuchsgläsern, weitaus am stärksten bei b. Ein Unterschied zwischen a und c war nicht deutlich aufgetreten. — Die rote Traubenzuckerkultur wurde dann den August über, allerdings bei sehr sonnigem Wetter, nur mit Regenwasser weiter kultiviert und bildete auch dann keinen grünen Zuwachs an der Spitze, sondern war Ende August noch intensiv weinrot, während a mischfarben blieb. (Daß die Pflanzen nicht geschädigt waren, zeigten grüne Austreibungen im Innern des Rasens.)

Versuch F.

Am 8. VIII. wurde ein Versuch angesetzt, um das Traubenzucker-Optimum für die Färbung festzustellen. Zu diesem Zweck kamen *Sphagna media* in 1-, 2-, 3-, 4- und 5 %ige Traubenzuckerlösung. Die Lösungen wurden alle 2 Tage erneuert. Es ist zu bemerken, daß der hierfür angewandte Traubenzucker ungereinigt war.

Nach 3 Wochen war das Resultat folgendes:

Die Rötung war der Konzentration des Zuckers proportional, das Optimum unter den angewandten Konzentrationen lag bei der stärksten, der 5 %igen Lösung. — Das Maximum des von den Pflanzen vertragenen Zuckers liegt jedenfalls höher als 5 %; das Optimum für die Rötung keinesfalls tiefer. (Bemerkung: Durch die zu intensive Bestrahlung waren viele Köpfe weiß geworden, so daß der Vergleich der Färbung hierdurch erschwert wurde.)

Gleichzeitig angestellte Kontrollversuche bei sehr geschwächter Beleuchtung[1]) — sie betrug nach Messung mit dem Photometer $^1/_{18}$ der Beleuchtung, der die Faßpflanzen ausgesetzt waren, — erzielten nirgends eine Spur von Färbung.

### Versuch G

war auf die Frage gegründet, ob höhere Temperatur auf Sphagnen wachstumhemmend oder steigernd wirke. (Der Stillstand des Wachstums bei Sphagnen im Moor während der heißen Zeit könnte ja auch allein auf den geringen Niederschlägen, also auf Mineralstoffmangel, beruhen!) Es wurden daher grüne *Sphagna acutifolia* in 2 %iger Traubenzuckerlösung einerseits im Warmhaus (Durchschnittstemperatur von über 32° tagsüber), andrerseits im ungeheizten Südkulturhaus, bei nahezu gleichen Lichtverhältnissen aufgestellt.

Nach 10 Tagen waren die Pflanzen vom Warmhaus viel mehr gerötet als die beiden Vergleichskulturen, von denen eine im Faß gekühlt stand. Letztere zeigte bei längerem Stehen auch etwas schwächere Färbung als die ungekühlte.

Die höhere Temperatur hatte also anscheinend wachstumhemmend gewirkt.

### Versuch H (zur Kontrolle von G).

Die Versuchspflanzen waren sehr niederrasige, vom Moorrand stammende *Sphagna acutifolia*. Sie wurden verteilt in

1. 2 %ige Glyzerinlösung, ⎫
2. 2 %ige Traubenzuckerlösung, ⎬ Warmhaus;
3. Regenwasser, ⎭
4. 2 %ige Traubenzuckerlösung — Südkulturhaus.

Schon innerhalb von 6 Tagen war bei: 2. sehr starke, 1. und 4. etwas weniger starke Rötung eingetreten, 3. dagegen in der Farbe kaum verändert.

Hier war der Einfluß der höheren Temperatur weniger deutlich hervorgetreten. — Glyzerin hatte ähnlich dem Traubenzucker die Rötung begünstigt.

Die Versuche mußten leider zu früh abgebrochen werden, so daß ein abschließendes Urteil über die Wirkung der höheren Temperatur nicht gezogen werden kann.

Versuche, *Sphagnum rubellum* und *medium* in 5 % iger Zuckerlösung untergetaucht zu kultivieren und durch Vergleich mit gewöhnlichen Zuckerkulturen dem chemischen Vorgang der Färbung näher zu kommen, scheiterten wiederholt durch vorzeitige Schädigung der untergetauchten Kultur.

Einer dieser Versuche, er sei als „Versuch J" bezeichnet, konnte jedoch wenigstens eine kurze Zeit an noch gesunden

---

[1]) Aufstellung am Boden, unter dem Kulturtisch.

Pflanzen fortgesetzt werden. Er zeigte einen starken Vorsprung der Rötung bei den nicht untergetauchten Pflanzen. Nach 14 Tagen glaubte ich, auch bei den untergetauchten beginnende Färbung feststellen zu können, doch zeigte die mikroskopische Untersuchung, daß der Inhalt chlorophyllos und gelblich geworden war, die Membran aber keine deutliche Färbung aufwies. — Vielleicht sind die betreffenden Arten (*Sphagnum rubellum* und *medium*) schon gegen eine Unterwasserkultur bei gleicher Erwärmung empfindlich, eine Frage, die zu prüfen versäumt wurde.

Im Freien typisch unter Wasser lebende Sphagnen zeigen, soviel mir bekannt ist, nie Rotfärbung und die typisch sich rötenden Arten: *Sphagnum rubellum, Warnstorfii, medium* usw. kommen auch in grünem Zustand im allgemeinen nicht untergetaucht vor. (Nur bei *Sph. medium* gibt Warnstorf [II.] an: „selten völlig untergetaucht." Vielleicht liegt aber sogar in dieser „f. *immersum*" eine bestimmte Rasse vor.)

Ebenso konnten Kulturen in anorganischen + organischen Nährlösungen nicht bis zu einem sicheren Ergebnis weitergeführt werden, da sie vorzeitig durch Mikroorganismen geschädigt wurden. Als Lösung war Oehlmannsche Nährlösung (1 Teil $MgSO_4$, 2 Teile $Na_2HPO_4$, 2 Teile $KNO_3$), der 5 % Traubenzucker zugefügt wurde, verwendet worden. Nach 8 Tagen zeigte sich von *Sphagnum acutifolium, rubellum* und *medium* nur letzteres leicht gerötet. In der durch Pergamentpapier verdunkelten Vergleichskultur war diese Rötung nicht zu sehen.

In einer andern Kultur, die zu Versuchsbeginn nahezu rein rotes *Sphagnum rubellum* enthielt, zeigte sich nach 8 Tagen ein geringer Unterschied zwischen den Pflanzen von

a) 5 % Traubenzuckerlösung + Oehlmannscher Nährlösung und

b) 5 % Traubenzuckerlösung.

Die Pflanzen von a waren seit Versuchsbeginn in der Farbe unverändert, d. h. sie hatten ganz kleine, grüne Spitzen an den oberen Ästen.

Die Pflanzen von b dagegen waren auch an den Spitzen rein rot. Das Ergebnis — wenn aus diesen zu kurze Zeit dauernden Versuchen überhaupt ein Fazit gezogen werden darf — wäre folgendes: Für *Sphagnum acutifolium* und *rubellum* tritt bei Aufhebung der Wachstumshemmung, die durch Mangel an mineralischen Nährstoffen in den andern Versuchen gegeben war, keine Farbeinwirkung des Zuckers auf. — *Sphagnum medium* zeigte auch wiederholt in andern Versuchen die größte Neigung, sich zu färben, vielleicht, weil sein Bedürfnis an Mineralstoffen am größten ist. In diesem Fall mag die Wachstumshemmung durch die starke Beleuchtung zum Beginn der Färbung ausreichend gewesen sein.

Die Zusammenfassung dieser Versuchsergebnisse ist als Beantwortung der zu Beginn aufgeworfenen Fragen gedacht:

Die Rotfärbung bei den verschiedenen *Sphagnum*-Arten ist zwar abhängig vom Licht und beim natürlichen Vorkommen auch eine Folge starker Beleuchtung, aber diese Abhängigkeit ist keine direkte. Die Färbung scheint vielmehr abhängig von den unter dem Einfluß des Lichts gebildeten Assimilaten, so zwar, daß das Verhältnis von anorganischen Nährstoffen zu Assimilaten für das Zustandekommen der Färbung maßgebend ist. Ist ein Wachstum der Pflanzen durch Mineralstoffmangel unterbunden, so werden die Assimilate nicht verbraucht, Organe zur Speicherung sind nicht vorhanden; sie werden also in der Membran in Form von Farbstoffen abgelagert. (Von einer Speicherung der Assimilate auf diese Weise ist deshalb nicht zu sprechen, weil sie so nicht wieder abgebaut werden können.) Man kann daher die Färbungen auch bei Lichtverhältnissen, die am natürlichen Standort noch keinerlei Färbung hervorrufen, erzeugen, indem man das natürliche Verhältnis von mineralischer und organischer Nahrung zugunsten der letzteren verschiebt. Dies ist auf 2 Weisen möglich:

1. durch völligen Entzug mineralischer Nährstoffe, also Darbietung von destilliertem Wasser als einziger Nährquelle. Da die Sphagnen aber nur eine minimale Menge von Mineralstoffen zum Wachstum bedürfen — sie sind ja zum Teil auch in der Natur nur auf die vom Regen aus der Luft aufgenommenen anorganischen Stoffe angewiesen —, so dauert es sehr lange Zeit, um auf diese Weise eine Änderung des natürlichen Verhältnisses hervorzurufen. Daß es trotzdem möglich ist, zeigt Versuch A;
2. durch Darbietung organischer Nahrung. Als günstige Nährlösung zeigten sich Traubenzucker-, Rohrzucker-, Glyzerinlösung; die höchste verwendete Konzentration (5 % Traubenzucker) erzielte dabei das beste Resultat.

Es sind dies die gleichen Methoden, mit denen man bekanntlich Zellsaftanthocyan bei höheren Pflanzen künstlich hervorrufen kann. Auch experimentell ist daher die Zugehörigkeit der roten *Sphagnum*-Farbstoffe zur Gruppe der Anthocyane, meiner Ansicht nach, erwiesen.

Der Einfluß der Temperatur auf die Färbung ist nicht völlig geklärt, da vor allem keine Feststellung des Temperatur- Optimums und -Maximums für diese Moose vorliegt. — In Versuch G wäre der Einfluß der höheren Temperatur je nachdem in einer Förderung der Assimilation oder Hemmung des Wachstums und der Lebenstätigkeit überhaupt zu suchen. Letzteres ist mir wahrscheinlicher.

Trockenheit scheint nur insofern von Einfluß auf die Färbung, als sie wachstumshemmend ist.

Bei sehr geschwächter Beleuchtung konnte auch bei Darbietung von 5 % Traubenzucker innerhalb von 4 Wochen keine Färbung erzielt werden. Dies Ergebnis müßte durch weitere Versuche geklärt werden; entweder ist zur Verarbeitung des Zuckers Licht notwendig, oder es existiert vielleicht doch eine untere Beleuchtungsgrenze für den Eintritt der Färbung.

*β*) *Ricciocarpus natans* und *γ*) *Plagiochasma rupestre.*

Die an Riccien und Marchantiaceen gemachten Beobachtungen über das Auftreten der Färbung in der Kultur schließen sich eng an die Resultate der *Sphagnum*-Experimente an. So zeigte z. B. *Riccia natans* (Landform), die für gewöhnlich auf Erde grüne oder leicht gefärbte Schuppen hat, von einer gut beleuchteten auf Quarzsand gepflanzten, sehr feucht gehaltenen Kultur tiefrotviolette Schuppen.

Die Aufnahme mineralischer Nährstoffe ist bei einem Quarzsandmedium natürlich sehr gering, jedenfalls unter der normalen Nährstoffaufnahme — der natürliche Standort für *Ricciocarpus natans* ist Schlammboden. Also auch hier wäre meiner Ansicht nach die Ursache der stärkeren Färbung das Mißverhältnis von anorganischer Nährstoffaufnahme zum Reichtum an Assimilaten. An *Riccia natans* wurde Mitte August ein Versuch mit Traubenzucker durchgeführt, dessen Resultat dem an Sphagnen gewonnenen vollkommen analog war. — Das Material stammte von einer ursprünglichen Landform von *Riccia natans*, die aber mehrere Wochen vor Beginn des zu schildernden Versuches in Knop sche Nährlösung gekommen war und lange, grüne Schuppen gebildet hatte. Ein Teil der Versuchspflanzen (*a*) wurde in 0,5 % Traubenzuckerlösung gebracht und im Südkulturhaus, in Wasser gekühlt, aufgestellt; ein 2. Teil (*b*) als Kontrollpflanzen, statt in Zuckerlösung, in Regenwasser. — Nach Verlauf von 1 Woche (sehr sonnige Witterung) war bereits ein sehr ausgeprägter Unterschied zwischen den beiden Versuchen festzustellen: starke, tiefviolette Färbung der ganzen Schuppen bei *a*, während die Schuppen von *b* gleichzeitig nur violette Zähne haben, wie sie für die Wasserform von *Riccia natans* typisch sind. — (Die Pflanzen von *a* waren allerdings stark verpilzt; da sie jedoch am Rande junge noch stark grüne Randschuppen hatten, kann ich dem krankhaften Zustand des Thallus keine Rolle an der Färbung zuerkennen.)

Der Einfluß des Lichtes bei der Färbung der Schuppen ist bei jenen Riccien-Versuchen nicht berücksichtigt worden. Einen direkten Einfluß auf die sich färbenden Teile konnte man von vornherein nicht annehmen — ebenso wie das später für *Fossombronia* gelten wird —, da es sich ja bei den Schuppen von *Riccia*, ebenso bei den oft viel intensiver gefärbten Marchantiaceen-Schuppen um Organe handelt, die dem freien Lichtzutritt nicht ausgesetzt sind, vielmehr durch eine dichte Thallusschicht vom Licht getrennt sind. — Der Einfluß, der nur ein mittelbarer sein konnte, wurde an anderem Material untersucht.

Ich fand hierzu *Plagiochasma rupestre* günstig, da hier nicht nur eine sehr intensive Färbung der älteren Schuppen besteht, die mit der Farblosigkeit junger Schuppen stark kontrastiert, sondern auch der Thallusrand an der Unterseite rot gefärbt ist. Außerdem sind die Thalli kräftig und es war anzunehmen, daß sie auch bei Lichtabschluß ihre Lebenstätigkeit eine Zeitlang fortzusetzen imstande wären.

Das Ergebnis der Versuche sei vorweg genommen: Es trat eine starke Beeinflussung der Rötung durch Traubenzucker-Ernährung im Gegensatz zu dem oben erwähnten *Sphagnum*-Versuch hier auch im Dunkeln ein. Das Material von *Plagiochasma rupestre* entstammte mehreren in vollem vegetativem Wachstum begriffenen Kulturen eines hellen Kulturhauses, wo sie unbedeckt, mäßig feucht gehalten waren. Es wurden zu den Versuchen nur junge Thallusstücke mit ungefärbtem Rand und jungen, ungefärbten Schuppen, wenigstens so weit diese von oben zu sehen waren, d. h. sich über den Vegetationspunkt legten, gewählt. An gut wachsenden Exemplaren sind stets die jungen Schuppen weiß; allmählich in dem Maße, in dem sie durch das Wachstum des Thallus auf die Unterseite verschoben werden, nehmen sie eine rötliche, zuletzt tiefviolette Färbung an. Am längsten weiß bleibt ein dreieckiger Endzipfel der Schuppe.

Folgende Fragen waren zu beantworten:

1. Unter welchen Bedingungen bleiben die Schuppen ungefärbt; kann man, anders ausgedrückt, die Färbung verhindern?
2. Kann man die Färbung beschleunigen und erhöhen?

Ich setzte infolgedessen am 25. XI. Kulturen auf Filtrierpapier in Petrischalen an, einerseits mit destilliertem Wasser, andererseits mit 2 %iger Traubenzuckerlösung befeuchtet, jeweils hell und verdunkelt. (Die Verdunkelung wurde durch Überstülpen von schwarzen Pappzylindern bewirkt, so daß zwar kein absoluter, aber doch ein annähernder Lichtabschluß bestand.) Die Schalen wurden in einem hellen, mäßig warmen Kulturhaus aufgestellt, eine gleiche Serie in einem Warmhaus mit einer Durchschnittstemperatur von 25° C.

Schon nach Verlauf von 1 Woche zeigte sich bei den Traubenzuckerlösungen eine leichte Rötung der Schuppen, sowie vor allem des Thallusrandes, die bei den Wasserkulturen nirgends zu bemerken war. Einige Tage später war die Färbung bereits sehr verstärkt und besonders die Dunkelkulturen zeigten einen sehr deutlichen Unterschied zwischen den mit destilliertem Wasser und den mit Traubenzucker befeuchteten Pflanzen: Bei der Wasserkultur im Dunkeln waren die Schuppen auch auf der Unterseite noch vollkommen weiß, umgekehrt bei der Zuckerkultur auch schon die der Oberseite (d. h. die über dem Vegetationspunkt liegenden) rot. Ebenso waren die von rückwärts absterbenden Thallusstücke selbst hier ganz rot, dort hellgelblich.

Die Beantwortung der Frage 2 war also im positiven Sinne gegeben, und zwar konnte, wie oben angedeutet, ein Auftreten der Rotfärbung durch Traubenzucker auch im Dunkeln in kürzester Zeit bewirkt werden.

Im Wasser hingegen zeigte sich keine Färbung im Dunkeln, während sie im Hellen nach mehrwöchentlichem Bestehen der Kultur auftrat. Die Pflanzen waren hier von der Verletzungsstelle aus schlecht geworden und der Gegensatz zwischen den violettroten Absterbestellen der hellen Kultur und den hellbräunlichen, anthocyanlosen der Dunkelkultur äußerst augenfällig. Der gleiche Farbenunterschied zeigte sich auch an den Schuppen, die bei der Hellkultur mit einer einzigen Ausnahme vollkommen rotviolett, bei der Dunkelkultur, soweit sie von oben zu sehen, weiß waren. Die erwähnte Ausnahme bestand in einem ca. 0,7 cm langen Thallusstück, das einen großen, gestielten Sporogonstand trug und seine Assimilate wohl diesem zugewendet hatte.

Herabsetzung bzw. Unterdrückung der Assimilation durch Verdunkelung verhindert bei Wasserkultur also die Rotfärbung. (Gegensatz zur Zuckerkultur.)

δ) *Fossombroniarhizoiden.*

Eine Sonderstellung unter den gefärbten Organen bei Moosen nehmen meinen Erfahrungen nach die Rhizoiden von Fossombronia ein. Es ist ja bekannt, daß sich diese Gattung der anakrogynen Jungermanniaceen durch rotviolette Rhizoiden „fast bei allen Arten" (Müller (9)) auszeichnet. Nun kommen zwar auch bei Marchantien manchmal rötliche Rhizoiden, die die Anthocyanreaktion geben, vor. Diese sind aber nur schwach und nicht konstant gefärbt. Die Rhizoiden von *Fossombronia* dagegen zeigen eine tiefe und bei natürlichem Vorkommen sehr konstante Violettfärbung. Während sich die Färbung der *Marchantiarhizoiden*, ebenso wie die der Schuppen usw. von Ernährungszuständen abhängig erweisen dürfte, zeigten meine zahlreichen Versuche an *Fossombronia*, daß die Färbung hier mit den angewandten Mitteln unbeeinflußbar ist. Sie scheint hier zum absolut konstanten Merkmal geworden.

Es sei zunächst erwähnt, daß auch bei den *Fossombroniarhizoiden* ein Membranfarbstoff mit den typischen Anthocyanreaktionen vorliegt. Auffallend ist schon, daß das gefärbte Organ nicht wie sonst zunächst ungefärbt auftritt, um sich allmählich zu färben, sondern daß die Rhizoidenmembran von Anfang an rot ist. Meist ist schon die Epidermiszelle, aus der sich das Rhizoid herauswölbt, gerötet. Trotzdem lag die Annahme nahe, daß man auch hier die Färbung durch Verschiebung des Verhältnisses zwischen anorganischer Nahrung und Assimilaten, also durch Verdunkeln einerseits, Zufuhr mineralischer Nährstoffe andererseits unterdrücken könnte.

Es wurden daher wiederholt Kulturen in destilliertem Wasser und Knopscher Nährlösung im Hellen und Dunkeln unter den

verschiedensten Bedingungen, teils in den Lösungen schwimmend, teils auf gefeuchtetem Filtrierpapier, teils auf feuchtem Sand angesetzt. Um die in der Lösung entstandenen Rhizoiden kontrollieren zu können, wurden die alten Rhizoiden vorher durch Abschneiden, Abzwicken oder Abschaben entfernt. Es zeigte sich, daß an den so verletzten Stücken Rhizoiden nie regenerierten; nur unmittelbar hinter der Stelle, die zur Zeit der Verletzung den Vegetationspunkt darstellte, entstanden neue Rhizoiden und erstreckten sich natürlich über das ganze Zuwachsstück. Das Ergebnis all dieser Versuche war das gleiche: Waren die Pflanzen überhaupt imstande neue Rhizoiden zu bilden, und sie taten dies auch z. B. in Dunkelkulturen in Knopscher Nährlösung — wenn auch in äußerst geringem Maße —, so waren diese tiefpurpurrot. — Die Versuche wurden größtenteils im September ausgeführt.

Nur bei einer Kultur, die 5 Wochen lang in Knopscher Nährlösung schwimmend gehalten wurde, fand ich nach Abwaschen der sehr starken Veralgung keine roten Rhizoiden mehr. Die Rhizoiden waren hier teils farblos, teils hellbräunlich. Hier war anscheinend infolge der überreichen in der Lösung anwesenden Mikroorganismen durch Fäulnis ein Schwinden der Farbe eingetreten.

Auch in alkalischem (Leitungswasser) und saurem Wasser (destilliertem Wasser mit Spur HCl angesäuert) wurden rhizoidlose *Fossombronia*-Stücke angesetzt. Sie brachten innerhalb einiger Tage Rhizoiden hervor, die normal gefärbt waren, nur daß die Färbung in der sauern Kultur mehr rot als violett zu bezeichnen war. In sauerstoffarmem (abgekochtem) Wasser untergetaucht, bildeten die Pflanzen innerhalb von 4 Tagen rote Rhizoiden. In Stickstoffatmosphäre, die nur eine minimale Menge $CO_2$ enthielt, entwickelten sich im Verlauf von 14 Tagen spärliche Rhizoiden, die sich aber in der Farbe von den normalen nicht unterschieden.

Desgleichen hatten Fossombronien, bei denen nicht nur die Rhizoiden abgeschnitten waren, sondern auch die Blätter zur Herabsetzung der Assimilationstätigkeit bis auf kleine Reste entfernt waren, nach wenigen Tagen eine beträchtliche Anzahl roter Rhizoiden gebildet. Die Assimilate schienen also noch nicht genügend zurückgedämmt. Es wurde daher zu einem neuen Versuch vorbereitend *Fossombronia* auf Erde einen Monat lang verdunkelt gehalten. Es war anzunehmen, daß sie nach dieser Verdunkelungsperiode nicht mehr reich an Assimilaten waren. Die so vorbehandelten Pflanzen wurden der Rhizoiden durch Schaben beraubt und mäßig beleuchtet in einem Nordzimmer auf Filtrierpapier, das durch destilliertes Wasser befeuchtet wurde, in feuchter Atmosphäre kultiviert. — Innerhalb von 4 Wochen waren ganz wenige, doch rote Rhizoiden aufgetreten.

Das Ergebnis sei noch einmal mit Berücksichtigung der Regenerationsverhältnisse dahin zusammengefaßt:

1. Verdunkelung, schlechte oder gute Ernährung ändert nichts an der Färbung. In sämtlichen Kulturen waren die Rhizoiden rot.
2. Regeneration der verletzten Rhizoiden oder verletzten Epidermiszellen zu neuen Rhizoiden bzw. Rhizoidinitialen wurde nie beobachtet. Rhizoiden können nur aus der unverletzten Epidermis, und zwar nur an Pflanzen mit gesundem Vegetationspunkt entstehen. Einzelne Blattstücke oder Stücke mit verletztem Vegetationspunkt bilden zwar Adventivsprosse und an diesen sekundär Rhizoiden, nie aber direkt aus den ausgewachsenen Zellen Rhizoiden.

## 2. Experimente an Moosen, deren Membranfarbstoffe nicht die Anthocyan-, sondern die Phlobaphenreaktion ergeben.

Zunächst ist zu bemerken, daß die gelbbraunen Sphagnen, die dieser Gruppe angehören, bei mäßigem Licht und hinreichender Feuchtigkeit rein grün weiterwachsen, sich also in dieser Beziehung ganz analog den roten verhalten. (Auch die Häufung des Farbstoffes in den Antheridienästen ist die nämliche wie dort.) Ebenso fand ich z. B. *Cratoneurum commutatum*, das rein goldbraun eingesammelt wurde, in kürzester Zeit bei Feuchtkultur mit tiefgrünen Zuwachssprossen überdeckt. Daß *Frullania* durch Feuchtkultur leicht grün erhalten werden kann, ist schon früher experimentell festgestellt worden und erhellt ja auch aus dem natürlichen Vorkommen der grünen und dunklen „Farbvariationen".

Es wurde ein einziger Versuch zur Braunfärbung eines „braunrassigen" *Sphagnum* der *cuspidatum*-Gruppe (wahrscheinlich *Dusenii* oder *obtusum*) angesetzt, und zwar mit 5 %iger Traubenzuckerlösung. Der Erfolg war dem der Versuche mit rotwerdenden Sphagnen ganz entsprechend. — Auch die Kontrollkultur in destilliertem Wasser zeigte eine leichte Zunahme der Bräunung gegenüber Versuchsbeginn, hatte aber zum Teil rein grüne Köpfe; die Pflanzen der Zuckerlösung hingegen waren ohne Ausnahme nach 20 tägiger Kultur bräunlich.

Ich will hier die Beschreibung von Versuchen einfügen, welche darauf ausgingen zu prüfen, ob durch Zuckerkultur eine Färbung an Sphagnen hervorgerufen werden kann, die in der Natur nur eine sehr geringe Neigung zur Membranfärbung zeigen.

Von den wenigen hier in Betracht kommenden Arten stand mir *Sphagnum cuspidatum* am reichlichsten zur Verfügung. Das Material stammte von einer sehr nassen Stelle des Kirchseeoner Moors und war nahezu untergetaucht. Die am meisten ins Auge fallende gelbliche Farbe am unteren Ende von *Sphagnum cuspidatum* ist meist nicht durch Membranfärbung erzeugt, sondern rührt von gelbbraunen Inhaltstropfen der Zellen her, die mit $H_2SO_4$ als Carotin nachgewiesen wurden und also nur ein Zerfall-

produkt des Chlorophylls darstellen. Membranfärbung ist dagegen auch vorhanden, tritt aber sehr wenig hervor, und zwar konnte ich an meinen Versuchsobjekten, an denselben Exemplaren gleichzeitig roten und braunen Membranfarbstoff entdecken. Mit ersterem waren die Stränge mancher Seitenäste ein kleines Stück weit vom Stamm ausgehend rötlich gefärbt. Brauner Membranstoff fand sich hingegen nie in den Strängen, nur an den Blättern von unteren Ästen. Diese Färbung ist aber, wie bereits hervorgehoben, sehr schwach. Daß die Neigung zur Färbung eine sehr geringe ist, zeigten meine Versuche auch.

Versuchspflanzen: *Sphagnum cuspidatum.*

Beginn der Versuche: 8. VI. 1920.

Länge der Pflanzen ca. 12 cm.

Aufstellung der Versuchsgefäße im Kühlungsfaß wie bei den Versuchen oben.

a) Pflanzen untergetaucht in $2^1/_2$ % Traubenzuckerlösung,
b) „ „ „ 5 % „
$b_d$) „ „ „ 5 % „
mit Filtrierpapier Beleuchtung abgeschwächt,
c) Pflanzen untergetaucht in destilliertem Wasser,
d) „ nicht untergetaucht, sondern nur zur Hälfte ihrer Länge in 5 % Traubenzuckerlösung stehend.

Zu a—c standen Kontrollpflanzen im gleichen Kulturhaus, ungekühlt.

Der verwendete Zucker war ungereinigt.

Ergebnis: Nach $3^1/_2$ Wochen nirgends eine Steigerung der oben angegebenen unauffälligen Membranfärbung. Rein grün aber waren nur die Wasserkulturen, da die Zuckerkulturen infolge krankhafter Veränderung des Zellinhaltes durch Mikroorganismen gelblich waren. Die gekühlten Zuckerkulturen waren bedeutend weniger geschädigt als die Kontrollkulturen mit Ausnahme von „d“, das vollkommen durch Pilze und Bakterien verdorben war.

Vielleicht läßt sich unter den in der Natur stets ganz oder fast ungefärbten Sphagnen eine robustere Art finden, an denen die Versuche mit besserem Resultat wiederholt werden können. Der vorliegende Versuch läßt kein sicheres Urteil über die Möglichkeit künstlicher Farbstofferzeugung an solchen zur Färbung nicht neigenden Sphagnen zu.

Im allgemeinen scheinen die so viel verbreiteten braunen Moosfarbstoffe in viel geringerem Maße vom Licht abhängig zu sein wie das Membran-Anthocyan, was ja durch die angenommene Glykosidnatur des letzteren verständlich wird. Wir sehen Vertreter jener braunen Farbstoffe in den Rhizoiden der meisten Laubmoose, in den Stämmchen vieler Hypnaceen, Bryaceen usw. wohl in den allermeisten Moosen in irgendwelchen Organen.

Aber auch für diese Fälle gilt, daß der Farbstoff meist erst in ausgewachsenen Organen auftritt, vielleicht auch hier häufig ein Kennzeichen des Alterns, der Reife.

In *Orthothecium rufescens* kommt ein brauner Farbstoff vereint mit Anthocyan vor. Die roten Blätter an den frischen Teilen der Pflanze sind nämlich von Anthocyan gefärbt, bis auf die Blattbasis, die stets gelb, nahezu orangefarben ist und deren Farbstoff dem des Stämmchens gleich oder ähnlich ist.

Interessant ist, daß sich das Membran-Anthocyan bei *Orthothecium* bezüglich seiner Löslichkeit anders verhält, wie das der Sphagnen. Es ist in 96 % Alkohol ohne Zusatz von Säure innerhalb einiger Tage ziemlich löslich. Seine Bindung in der Membran ist also lockerer als beim *Sphagnum*-Farbstoff oder überhaupt anders. Auch zeigte die im folgenden zu beschreibende Versuchsreihe I an *Orthothecium*, daß hier der Farbstoff selbst an der lebenden Pflanze wieder aus den Blättern verschwinden und also wohl weiter in den Lebensprozeß einbezogen werden kann, was bei den bisher erwähnten Fällen von Membranfarbstoffen nie der Fall war. (Den braungelben Farbstoff des Stämmchens und der Blattbasen dagegen sah ich nie schwinden.)

Versuchsreihe I.

Die Kulturgefäße bestanden in ca. 5 cm hohen, 8 cm weiten gedeckten Petrischalen.

| Kultur | kultiviert in | | Färbung zu Versuchsbeginn am 1. März 1920 | Färbung nach $3^1/_2$wöchentlicher Versuchsdauer am 25. März 1920 |
|---|---|---|---|---|
| a | dest. $H_2O$ untergetaucht | Kleine Rasenstücke mit anhaftender Erde | Gesamtaussehen: rotbraun, Blätter von der Sproßspitze aus $^1/_2$ cm weit tiefweinrot, weiter unten bräunlich | Makrosk. und mikrosk. keine Spur von Rot mehr zu sehen. Pflanze unten mißfarben braun, grüne Zuwachsspitzen. |
| b | Knopsche Nährlösung untergetaucht | desgl. | desgl. | Wie a, nur Gesamtaussehen schlechter, teilweise krankhaft. |
| c | dest. $H_2O$ schwimmend | Vollkommen erdefrei, meist einzelne Pflänzchen | desgl. | Aussehen wenig gut, weil stark veralgt. Fast keine grüne Spitzen. An einigen Blättern abgelöster Äste konnte nahe dem gelben Blattgrund noch schwache Rotfärbung festgestellt werden. |

Versuch a wurde noch einmal mit tiefweinroten Versuchspflanzen wiederholt. Nach 1 Monat waren wieder keine roten Blätter mehr an denselben zu finden, die basale, braungelbe

Partie hingegen gefärbt geblieben. — Die Pflänzchen dieses Wiederholungsversuchs hatten verschiedentlich junge, rein grüne Zuwachsstücke gebildet, was ein Beweis dafür ist, daß sie nicht gefault waren und ihr Farbstoff etwa durch Mikroorganismen zerstört worden wäre.

Ergebnis: Der rote Farbstoff von *Orthothecium rufescens* verschwindet bei Kultur in Wasser, bzw. Nährlösung. Er scheint also wieder verarbeitet zu werden.

Eine weitere Versuchsreihe sollte den Einfluß von Licht und Feuchtigkeit auf das Zustandekommen der Rotfärbung von *Orthothecium* prüfen. Daß hier zur Bildung des Farbstoffes Licht nur in ganz geringem Maße notwendig sein konnte, zeigte mir der Fund eines tiefroten Rasens an fast lichtgeschützter Stelle, in der Höhlung eines Kalkfelsens, der von überhängendem Gestein überdacht war[1]).

Versuchsreihe II.

Versuchsrasen auf zerkleinertem Kalktuff, der mit Walderde untermischt war.

| Kultur | kultiviert | Färbung zu Versuchsbeginn am 1. März | Färbung am 25. März | Färbung am 15. Mai |
|---|---|---|---|---|
| a | Nordkulturhaus ungedeckt | Gesamtaussehen: rotbraun, Spitzen auf $^1/_2$ cm Länge tiefweinrot, weiter unten bräunlich | Unverändert, nur an den sehr feuchten, auf dem Boden aufliegenden Ästen neue grüne Seitensprosse | Gesamtfarbe mißfarben bräunlich, Spitzen rot. Junge Adventivsprosse grün. |
| b | Nordkulturhaus in feuchter Atmosphäre, d. h. mit Glocke bedeckt | desgl. | An den meisten Ästen grüne Spitzen, Partie darunter hellrot, weiter unten mißfarben | Gesamteindruck grün, hervorgerufen durch ziemlich langen grünen Zuwachs. Gar kein Rot mehr in den Blättern. |
| c | Nordkulturhaus ungedeckt bei schwach. Beleuchtung, infolgedessen auch feuchter als a | desgl. | Wie a, nur weniger rote Spitzen | Alte Teile bräunlich, viele kurze grüne Zuwachssprosse. Gar kein Rot mehr in den Blättern. |
| d | Südkulturhaus in feuchter Atmosphäre d. h. mit Glasglocke bedeckt | desgl. | Aussehen mißfarben. Auch mikroskop. kein Rot mehr zu sehen. Chlorophyll in der oberen Blatthälfte meist zerstört | Verdorben: Pflanzen kamen ins Nordhaus, wo sie sich aber nicht mehr erholten. |

[1]) Von diesem Rasen, der zwischen Einsiedel und Altlach am Walchensee im Mai 1919 gesammelt und von da ab in einem Nordkulturhaus auf Kalktuff fortkultiviert wurde, stammten sowohl die Versuchspflanzen von Reihe I. wie von II.

Das Ergebnis dieses Versuches ist folgendes:

1. Durch starke Besonnung geht *Orthothecium ruf.* zugrunde und seine rote Farbe wird hierbei zerstört. Die Pflanzen sind dann bräunlich, wie ich auch sonst öfters beobachtete.

2. Feuchtkulturen sind grün bei hellem und schwachem Licht. Es wird bei steter Feuchtigkeit kein roter Farbstoff gebildet, aber auch der bereits vorhandene verschwindet. Am längsten hält sich die rote Farbe unmittelbar über der gelbbraunen Blattbasis.

Der rote Farbstoff der Blätter erhält sich nur bei mäßig feucht gehaltenen Kulturen. Der braune des Stämmchens hingegen bildet sich auch in feuchter Atmosphäre allmählich an den älteren Teilen aus.

(Versuche, die rote Färbung durch Zufuhr organischer Stoffe zu erzielen, wurden nicht angestellt.)

Das Auftreten des Anthocyans ist wohl auch hier Folge einer Wachstumshemmung, die beim natürlichen Vorkommen auf Kalkfelsen teils auf Nährstoffmangel, teils auf Trockenheit zurückzuführen ist. Es sei hierzu noch erwähnt, daß ich einen Teil des ursprünglichen Versuchsrasens seit über 1 Jahr auf Erde, allerdings mit Glasglocke bedeckt, aber nur mäßig feucht kultiviere, ohne daß an den langen Zuwachssprossen je Anthocyan aufgetreten wäre; von dem ursprünglich vorhandenen ist längst nichts mehr zu sehen. Eine vollkommen ebenso behandelte Vergleichskultur auf Kalktuff, die ebenfalls mit einer Glasglocke bedeckt ist, zeigt dagegen bei mikroskopischer Betrachtung deutlich Anthocyan in den Blättern der Spitze, wenngleich in geringem Ausmaße. Hier ist also der Einfluß der Nährstoffzufuhr ein sehr deutlicher.

Die angenommene Wachstumshemmung bei a der oben angeführten Versuchsreihe II ist, wie sich aus Vergleich mit b ergibt, als ausschließliche Folge von Trockenheit zu deuten.

## III. b) Experimente an Bryaceen mit Zellsaftfärbung.

Es seien hier noch Beobachtungen und Experimente an Bryaceen mit Zellsaft-Anthocyan angegliedert.

Bringt man anthocyanreiche Rasen von *Bryum turbinatum* oder *Duvalii* in ein mäßig helles Kulturhaus und hält sie feucht, so geht im allgemeinen die Rotfärbung in kurzem stark zurück, das Anthocyan verschwindet schließlich mehr oder weniger aus den Zellen. Es scheint mir daher von Interesse zu bemerken, daß ich Mitte November an meinen Versuchsrasen von *Bryum turbinatum* in einem Nordhaus Pflanzen fand, die makroskopisch bräunlich aussahen, mikroskopisch aber grellblaurotes Anthocyan im Zellsaft aufwiesen. Ursache davon war wohl, daß die Pflanzen verhältnismäßig trocken, dazu nicht auf Erde gepflanzt waren,

sondern in Schalen kultiviert wurden, die mit Regenwasser feucht gehalten wurden und daß sie so als Nährstoffquelle nur die dem Rasen anhaftende Erde hatten. — Die Annahme, daß die Kälte im Nordhaus eine Wachstumshemmung und so vielleicht Anthocyanbildung verursacht habe, wurde durch den Versuch widerlegt, die Pflanzen im Warmhaus (Temperatur durchschnittlich ca. 26° C) zur Entfärbung zu bringen. Das *Bryum* war auf 2 Töpfe mit Erde verteilt, einer davon durch Pergamentpapier schattiert worden. Die Töpfe wurden von unten durch warmes Wasser bespült. Trotzdem so für Wärme und Feuchtigkeit genügend gesorgt war, waren nach 3 Wochen die Zellen noch stark mit Anthocyan erfüllt. Man muß hierbei die Möglichkeit in Betracht ziehen, daß die Temperatur zu hoch war, um ein Wachstum zu fördern und so den Verbrauch des Anthocyans verhinderte. — Ebenfalls auf Erde gepflanzte Vergleichsrasen waren im Nordhaus weiterkultiviert worden. Auch hier war trotz der erhöhten Nährstoffzufuhr nach $2^1/_2$ Wochen weder bei dem hellen, noch bei dem verdunkelten Rasen eine Änderung im Anthocyangehalt erfolgt. Die Rasen waren anscheinend nicht gewachsen. Daraufhin kamen sie in ein Südhaus, dessen Durchschnittstemperatur zwischen der des Warmhauses und der des Nordhauses lag. Hier entfärbten sich die Pflanzen der Hellkultur allmählich, um nach nahezu 6 Wochen nur noch minimale Reste von Anthocyan in den untersten Blättern aufzuweisen; die verdunkelten Pflanzen waren nach dieser Zeit völlig anthocyanlos.

Versuche an grünen Pflanzen von *Bryum Duvalii* wie von *Bryum turbinatum* durch Traubenzucker bzw. Rohrzucker Anthocyanbildung hervorzurufen, blieben stets erfolglos. Es trat meist nach kurzer Zeit Verpilzung ein, so daß die Kulturen von *Bryum* in Zuckerlösung nie über 3 Wochen fortgesetzt werden konnten.

Wurde dagegen *Bryum Duvalii* in destilliertes Wasser tauchend oder auf Filtrierpapier, das mit destilliertem Wasser befeuchtet war, kultiviert, so traten immer zahlreiche Adventivsprosse an dem reproduktiven Protonema auf, die anthocyanführend waren.

Ein Versuch sollte zeigen, ob diese jungen Sprosse in Knopscher Nährlösung ebenfalls Anthocyan erzeugen. Um die Bildung der neuen Sprosse zu beschleunigen, wurden die Versuchspflanzen entgipfelt.

Aufstellung: sehr stark besonnt, Südkulturhaus.

| Datum | a) in Knopscher Lösung | b) in destilliertem Wasser |
|---|---|---|
| Versuchsbeginn 27. Juni | Pflanzen grün, ohne Adventivsprosse | Pflanzen grün, ohne Adventivsprosse |
| 9. Juli | Sehr zahlreiche, rein grüne Adventivsprosse | Spärliche, jedoch leicht rötliche Adventivsprosse |

| Datum | a) in Knopscher Lösung | b) in destilliertem Wasser |
|---|---|---|
| 12. Juli | Adventivsprosse haben an den Gipfeln leicht rote Stämmchen | Starke Anthocyanzunahme |
| 17. Juli | Etwas intensivere Rötung | Geringe Zunahme der Rötung, doch noch starker Gegensatz zu a. |

Ergebnis: Starke Neigung zur Anthocyanbildung, da selbst in anorganischer Nährlösung bei intensiver Beleuchtung Anthocyan auftritt. Der starke Vorsprung der Rötung bei b und ihre höhere Intensität und größere Ausdehnung zeigen aber auch hier den Einfluß des Verhältnisses von anorganischer Nahrung zu Assimilaten.

Entsprechende vergleichende Versuche, die im Februar 1920 mit *Bryum Duvalii, turbinatum* und *pallens* ausgeführt wurden, erzielten die nämlichen Resultate.

Vergleichskulturen zwischen stark und sehr schwach beleuchteten Kulturen von *Bryum Duvalii* in gedeckten, mit Filtrierpapier ausgelegten Petrischalen zeigten auch hier wieder den Einfluß des Lichtes. Die hellen Kulturen hatten nach ca. 8 Tagen zahlreiche, rotgipfelige Adventivsprosse, während bei den dunkel gehaltenen die Adventivsproßbildung nicht nur viel geringer war, sondern die Sprosse selbst fast fein grün waren. Im Gegensatz hierzu steht die Tatsache, daß ich im Februar nicht nur in einem schlecht beleuchteten Gewächshaus an *Bryum turbinatum,* das sich auf Steinen angesiedelt hatte, Zellsaft-Anthocyan vorfand, sondern auch an *Bryum turbinatum,* das zwischen anderem Moos in meinen Versuchsschalen wuchs und seinem Habitus nach ganz etioliert war, die sehr kleinen Blättchen von Anthocyan erfüllt fand.

Die Erklärung dieses Gegensatzes suche ich vor allem in der weit stärkeren und beständigeren Färbung von *Bryum turbinatum* gegenüber *Bryum Duvalii.* Im Februar z. B. zeigte es sich, daß bei ein und derselben Beleuchtung (Nordhaus) und gleicher Ernährung der Anthocyanreichtum bei den verschiedenen *Bryum*-Arten ein sehr verschiedener war. *Bryum turbinatum* und *pallens* waren sehr stark mit Anthocyan erfüllt, *Duvalii* dagegen nur an der Spitze leicht rot.

## IV. Zur Frage der biologischen Bedeutung der Moosfärbungen.

Im folgenden möchte ich auf Grund meiner Beobachtungen die biologischen Deutungen der Moosfärbungen diskutieren. Man hat für die Moose die beiden Nützlichkeitstheorien geltend gemacht, die auch sonst für Buntfärbung von Vegetationsorganen Anwendung gefunden haben, nämlich

1. die Wärmeabsorptionstheorie Stahls,
2. die Lichtschirmtheorie Engelmanns.

Erstere wurde hauptsächlich von Stahl selbst, letztere von Warnstorf und vielen anderen Autoren für die Zellwandfärbung der Moose vertreten.

Ohne an die sonstige Gültigkeit oder Wahrscheinlichkeit der beiden Theorien zu rühren, sei es mir gestattet zu ihrer Anwendung auf Moose Stellung zu nehmen.

Zunächst möchte ich mich zu den diesbezüglichen Stellen bei Stahl (15) äußern. S. 167 seiner Abhandlung über bunte Laubblätter bringt Stahl die Rötung mancher *Sphagnum*-Arten als Beispiel einer Einrichtung zur Steigerung einer den Stoffwechsel fördernden Wärmeabsorption bei Kryptogamen. Nun findet aber gerade bei *Sphagnum* und auch dem daneben angeführten Beispiel, bei Jungermanniaceen, zur Zeit der intensivsten Färbung ein absoluter Stillstand des Wachstums und damit wohl auch ein relativ geringes Maß von Stoffwechselprozessen statt. Im Herbst und Frühjahr hingegen, den Hauptwachstumsperioden, ist die Oberfläche der Sphagnenpolster mehr oder minder grün, das im Vorsommer gerötete Stück oft schon weit ins Innere des Polsters verlagert.

Hier ist also, meines Erachtens, die Voraussetzung für die angewandte Theorie eine falsche.

Weiter führt Stahl vor allem die Dunkelfärbung der Moosrasen im Hochgebirge und im Norden als Beweise für seine Theorie an. Dagegen macht schon Müller (9), der die Stahlsche Erklärung der Färbung im allgemeinen für zutreffend hält, auf die Tatsache aufmerksam, daß sie auch ziemlich oft an Pflanzen der Ebene und der warmen Gebiete auftritt[1]), wie z. B. bei *Frullania*, die im Schatten rein grün, an sonnigen Stellen dagegen rotbraun oder fast schwarz ist.

Beobachtungen wie diese haben umgekehrt nun die Lichtschirmtheorie entstehen lassen. Sie ist besonders immer wieder für den Membranfarbstoff der Sphagnen und hier auch mit weit größerer Berechtigung als die Wärmeabsorptionstheorie angewandt worden.

Engelmann selbst, der die Lichtschirmtheorie aufgeworfen hat, fand, daß im großen und ganzen die Lichtabsorption im Blattrot komplementär sei zu der des Chlorophylls.

Meiner freilich nur summarischen spektroskopischen Prüfung nach, dürfte das Spektrum des *Sphagnum*-Anthocyans dem des Zellsaft-Anthocyans ähnlich sein und es würden demnach auch hier durch die rote Membran die vom Chlorophyll absorbierten und in ihm daher wirksamen Strahlen am besten hindurchgelassen. Der durch die Rotfärbung gewährte Schutz wäre unter dieser Voraussetzung also nur ein recht wenig wirksamer. — Auch Stahl hat in der genannten Arbeit diesen Einwand gegen die Engelmannsche Theorie aufgeworfen, ihn aber wieder umgekehrt für seine Theorie nutzbar zu machen gesucht.

---

[1]) Ein Einwand, den Stahl selbst damit zu entkräften sucht, daß sich hier die Vegetation hauptsächlich in den kühleren Jahreszeiten abspiele!

Es sei hier eine auf die Schirmtheorie bezügliche, kritische Stelle aus Goebels Organographie zitiert: „Man wird ja geneigt sein anzunehmen, daß durch diese Färbung eine Schädigung der Chlorophyllkörper durch intensives Licht vermieden wird. Indes ist es wahrscheinlich, daß die Empfindlichkeit der Chlorophyllkörper gegen hohe Lichtintensitäten bei Sonnenmoosen eine geringere sein wird als bei Schattenmoosen."

Eine experimentelle Beweisführung für oder gegen die Lichtschirmtheorie stößt aus eben dieser verschiedenen Widerstandskraft des Chlorophylls gegen starke Bestrahlung auf Schwierigkeiten, die in der Materialbeschaffung liegen.

Vergleicht man etwa rotes *Sphagnum medium* vom offenen Hochmoor mit grünem vom Moorrand, oder gar verschiedenartige grüne und rote Sphagnen, so erhält man wahrscheinlich immer Resultate zugunsten der gefärbten Moose. Man müßte mit den roten gleichmäßig an das Licht gewöhnte grüne Rasen vergleichen können, also etwa aus gleichem Material stammende Pflanzen, bei denen trotz gleicher Belichtung infolge verschiedener Ernährung künstlich verschiedene Färbung hervorgerufen wurde.

Ich habe keine Versuche eigens zu diesem Zweck angestellt, allein der Prozentsatz der Schädigungen an der unter Versuch „F" aufgeführten Versuchsreihe war bei den weniger gefärbten Anfangsgliedern der Reihe ein geringerer als bei den Schlußgliedern. Die Schädigung bestand bei diesen Versuchsobjekten in einer vollkommenen Zerstörung des Chlorophylls, so daß die Köpfe auch im feuchten Zustand rein weiß waren. Die Zahl dieser weißen Köpfe war in der 5 %igen Lösung, in der die Rötung der gesund gebliebenen Pflanzen am intensivsten war, am größten. Natürlich wären nur ausgedehntere Versuche gegen die Lichtschirmtheorie beweiskräftig.

Wenn diese trotz aller begründeten Zweifel zugunsten der Lichtschirmtheorie ausfallen sollten, so gibt es doch eine Reihe von Moosfärbungen, wie Goebel auch in der Organographie betont hat, bei denen die Nützlichkeit der Färbung überhaupt nicht einzusehen wäre; z. B. die Violettfärbung der *Fossombronia*-Rhizoiden oder, wie ich oben ausführte, die Färbung der Schuppenzähne von *Riccia natans*.

Die Resultate meiner Versuche sprechen samt und sonders nur dafür, daß die Färbung durch das Licht hervorgerufen wird, nicht aber dabei um des Lichtes oder der Wärme willen. Daß die Lichtwirkung künstlich durch andere Faktoren verstärkt und bis zu einem gewissen Grad ersetzt werden kann, bleibe sogar ganz außer Betracht.

Eine Schutzeinrichtung kann aber doch wohl nur dann wirksam sein, wenn sie im Augenblick der Gefahr vorhanden ist oder unmittelbar gebildet wird. Da die Rötung aber erst eine Folge der intensiven Belichtung ist — und zwar keine momentane —, dürfte sie wohl als Schutzmittel für das Chlorophyll zu spät in Aktion treten.

Im folgenden soll noch ein spezieller Fall von Färbung und die besondere hierfür aufgestellte Lichtschirmtheorie besprochen werden. Es handelt sich um die blauen Ölkörper von *Calypogeia trichomanis* und die biologische Deutung, die sie von G. Hieronymus 1892 erfahren haben und auf die Molisch in seiner Mikrochemie 1913 hinweist.

Hieronymus ist der Ansicht, daß diese ,,schön blaugefärbten Ölkörper", ebenso wie die farbigen Ölkörper mancher Algen, den Zweck haben, den Zellkern vor zu greller Beleuchtung zu schützen. Er stellt fest, daß die Ölkörper ,,in der protoplasmatischen Hülle des Zellkerns entstehen und denselben anfangs vollständig umhüllen", was ich übrigens nicht nachgeprüft habe. Aber auch in den älteren Zellen sollen die Ölkörper ,,stets in der Nähe des Zellkerns als Schutz gegen zu grelle Beleuchtung bleiben".

Diesen Satz kann ich keineswegs bestätigen. Einmal liegen die Ölkörper, wenn mehrere kleine vorhanden sind, in stark beleuchteten Blättern häufig sehr zerstreut, absolut nicht auf einen Punkt hin konzentriert, andererseits macht die geringe Zahl der Ölkörper in den meisten Zellen schon von vornherein die Lichtschirmdeutung unwahrscheinlich. — In Zellen, die schwacher Beleuchtung ausgesetzt waren, ist der Zellkern nicht oder nur schwer zu sehen, da er vom Chlorophyll verdeckt wird; in Zellen, die stark beleuchtet waren und bei denen das Chlorophyll infolgedessen auf die Seitenwände konzentriert ist, ist der Kern meist leicht auch ohne Färbung zu sehen und nicht, wie nach obiger Theorie anzunehmen wäre, von den Ölkörpern verdeckt.

Ebenso spricht folgender Versuch gegen die Theorie: Blätter, deren Chlorophyllkörper infolge schwacher Beleuchtung über die ganze Zelle verteilt waren, wurden gezeichnet und dabei vor allem auf die Lage von Ölkörpern und Kern geachtet. Dann wurden sie ca. 2 Std. von unten stark beleuchtet; nach dieser Zeit hatten die Chlorophyllkörper ihre Lage vollkommen verändert, sie waren in Profilstellung an die Seitenwände übergegangen. Die Ölkörper aber hatten ihre Lage zum Kern nur um ein Geringes verschoben. Ein Zuwandern unter oder über den Kern war jedenfalls nicht zu beobachten.

## V. Untersuchungen über die postmortale Färbung von Metzgeria fruticulosa.

Die nun zu besprechende Färbung fällt ganz aus dem Rahmen des bisher Behandelten hinaus und ist eigentlich nur als Anhang zu betrachten, um so mehr als die Untersuchungen noch zu keinem sichern Urteil über das Zustandekommen der Färbung geführt haben. Es handelt sich um die aus den Herbarien bekannte, postmortale Blaugrünfärbung von *Metzgeria fruticulosa,* eine Färbung also, die mit den Lebensbedingungen in keiner Weise in Beziehung steht. *Metzgeria fruticulosa* Evans ist früher auf Grund ihrer trocken blau werdenden, doch *Metzgeria furcata* sehr

ähnlichen Rasen als „forma *violacea*" von *Metzgeria furcata* aufgefaßt worden. Evans hat sie dann um verschiedener eigener Merkmale willen als selbständige Art aufgestellt.

Unter den ausländischen Metzgerien weist *Metzgeria boliviana*, die mir von Dr. Herzog in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt wurde, die gleiche Farbänderung beim Trocknen auf.

Zunächst stand mir nur altes Herbarmaterial zur Verfügung, dessen blaugrüne Farbe im allgemeinen um so tiefer war, je älter es war. Da der Inhalt hier überall geschrumpft war, war eine bestimmte Farblokalisierung innerhalb des blaugrünen, plasmatischen Wandbelags nicht festzustellen. Die Wände aber waren farblos. — Es können alle Zellen gefärbt sein, so hin und wieder auch die Haare. Dagegen ist ziemlich konstant die intensivste Färbung in den jüngsten, plasmareichsten Zellen, nämlich den Astenden und Brutkörpern. Zerstört man das Chlorophyll, z. B. durch Behandlung mit heißem Alkohol oder auch durch energisches Kochen in destilliertem Wasser, so wird der Thallus blauviolett. Die blaugrüne Farbe ist also eine Resultante eines blauen Farbstoffs und des Chlorophylls. Aus altem Material ist der Farbstoff weder durch längere Einwirkung von destilliertem Wasser oder Alkohol, noch durch $CS_2$ oder Chloroform usw. zu lösen.

Die auffälligste Reaktion am blauen Material ist seine Umfärbung in Rot durch Säurezusatz. In 96% Alkohol, dem 2 Volumprozent HCl zugesetzt sind, tritt natürlich ebenfalls Rotfärbung ein; hier sah ich wiederholt nach längerem Liegen den Farbstoff in Form von karminroten Tropfen die Zellen erfüllen.

Durch Zusatz von verdünnten Alkalien wird der Farbstoff mit hellblauer Farbe innerhalb der Zelle gelöst, gleichgültig ob der Thallus zuvor unbehandelt oder durch vorherige Alkoholsäureeinwirkung mit roten Tropfen erfüllt gewesen war. Die Zellen haben dann eine homogene, hellblaue Farbe, ein Verhalten des Farbstoffs, das dem des Anthocyans in verdünnter, alkalischer Lösung vollkommen identisch ist.

Längere Einwirkung von konzentrierten Laugen oder Kochen mit verdünnter Lauge zerstört den Farbstoff.

In Chloralhydrat wird der Thallus intensiv rot mit anscheinend homogener Farbstoffverteilung; durch Kochen mit Chloralhydrat oder Javellescher Lauge wird er rasch vollkommen zerstört.

Kocht man die blaugrünen Thalli ca. 10 Minuten stark in destilliertem Wasser und bringt sie dann wenige Augenblicke in Alkohol, so erscheinen sie makroskopisch rein blau. Unterm Mikroskop sieht man den immer noch blaugrünen Inhalt geschrumpft längs den Wänden liegen, diese selbst aber violett gefärbt. Auch bei *Metzgeria boliviana* trat diese Blauviolettfärbung der Zellwand auf und war hier besonders deutlich am Thallusrand der Spitze zu sehen. Ein Teil des Farbstoffs infiltriert demnach beim Kochen die Wände; diese halten ihn fest, so daß er nicht in Lösung geht.

Ganz ebenso zeigte *Metzgeria boliviana* nach 18stündigem Liegen in Äther blaue Membranen, in den jungen Zellen am Astende. In den anschließenden älteren Zellen waren die Wände ungefärbt; der Farbstoff hatte hier die Form stark hellblauer Inhaltstropfen angenommen.

Ein Herauslösen des Farbstoffs aus den Zellen des alten Herbarmaterials gelang also, wie aus dem Geschilderten hervorgeht, mit Hilfe der gewöhnlichen Lösungsmittel nicht.

Es wurde nun zunächst versucht, die zur Färbung führenden Faktoren kennen zu lernen, um dann noch die Farbstoffverteilung und Farbstofflöslichkeit am frisch gebläuten Material zu untersuchen.

Das frische Material, an dem die folgenden Versuche ausgeführt wurden, stammte zum größten Teil von Ahornbäumen an der Straße zwischen Einsiedel am Walchensee und Wallgau, zum Teil von Buchen bei Ebenhausen und anderen Standorten. — *Metzgeria fruticulosa* ist in frischem Zustande auffallend durch die abstehenden, sehr schmalen Äste, die oft einen Schopf von Brutkörpern tragen. Die Farbe ist ein sehr helles Grün, und ich konnte an meinem im April und Mai gesammelten Material nirgends eine Spur von Blaufärbung entdecken, während Rektor Kern (6), dessen Mitteilung ich übrigens die Standortsangabe der Wallgauer Gegend verdanke, darin angibt, daß Spuren von Blaufärbung schon an der lebenden Pflanze zu sehen seien. (Das bezügliche Material, das übrigens im August gesammelt wurde, muß wohl an Ort und Stelle irgend eine Schädigung erlitten gehabt haben und war jedenfalls nicht mehr in lebendem Zustande.)

Mikrochemisch ist an frischem Material kein Unterschied gegenüber *Metzgeria furcata* zu erkennen. Konz. $H_2SO_4$ löst den Thallus leicht auf, die Membran gibt Zellulosereaktion. Die lichtbrechenden Tropfen, die sich in den Zellen zwischen dem Chlorophyll sehr reichlich vorfinden, speichern Methylviolettlösung mit intensiv blauer Farbe (Zellwände dagegen violett) und färben sich mit Sudanglyzerin nach längerem Liegen rot.

Die Tatsache, daß *Metzgeria frut.* im Herbar bei längerem Liegen blau wird, ließ zunächst die Ansicht zu, daß möglichst intensives Trocknen den Eintritt der Blaufärbung beschleunigen oder rasches Abtöten diese vielleicht unmittelbar hervorrufen würde. Doch erwiesen sich alle in diesem Sinne angewandten Methoden als erfolglos: Weder bei trockenem Erhitzen über dem Bunsenbrenner, noch nach 6stündiger Erwärmung auf ca. 55—65° im Trockenschrank trat eine Farbveränderung ein. Starkes Pressen oder Zerreißen der Thalli war ebenso erfolglos wie Kochen im Wasser, Säure oder Alkalien, oder Einlegen des Mooses in verdünntes $H_2O_2$ oder Abtöten durch starkes Auspumpen unter der Luftpumpe, sowie Durchschütteln mit $CS_2$.

Dagegen trat die Blaufärbung innerhalb von 10 Tagen in folgenden Versuchen ein:

1. *Metzgeria* trocken, in einer 5 cm hohen, gedeckten Petrischale, im Warmhaus.
2. *Metzgeria* trocken, in Papierhülse, leicht gepreßt, im Warmhaus.
3. *Metzgeria* trocken, in Papierhülse, leicht gepreßt, an stark besonnter Stelle eines Südkulturhauses.

Bei allen Stücken fand ich zunächst nur einige Thallusastspitzen und Brutkörper gebläut, dann eine allmähliche Zunahme und Ausdehnung der Färbung. Nach $2^1/_2$ Wochen war bei 1 bereits der ganze Rasen makroskopisch bläulich, die intensivste Färbung dagegen bei 3.

Das Gemeinsame dieser Versuche und Unterschiedliche gegen viele resultatlose Vergleichsversuche im Arbeitssaal (Nordzimmer) war die größere Wärme, die ein Wesentliches zur Beschleunigung des Farbeintritts beizutragen schien. Außerdem war die Luft im Warmhaus außerordentlich feucht und auch im Südhaus feuchter als im Arbeitssaal, wo die Vergleichsstücke noch wochenlang vollkommen ungefärbt blieben, um erst nach 7—8 Wochen den sichtbaren Beginn der Färbung zu zeigen. Material, das etwa 14 Tage in Papier schwach gepreßt im obern Teil eines Paraffinofens, also bei einer Temperatur von mindestens ca. 45° gelegen hatte, ohne eine Spur von Färbung zu zeigen, wurde in das Warmhaus gebracht und zeigte hier schon nach 3 Tagen beginnende Bläuung. Die Xylol- und Paraffindämpfe hatten also den Farbstofferzeuger nicht geschädigt, wie ich ursprünglich annahm, da sich die Stücke trotz der hohen Temperatur im Paraffinofen nicht gefärbt hatten. Die trockene Wärme hatte vielmehr die Farbstoffbildung nicht ausgelöst. Es wurde auch versucht an lebendem Material, d. h. bei Feuchtkultur im Warmhaus Blaufärbung hervorzurufen. Die Stücke befanden sich teils auf Rinde, teils losgelöst, hell oder verdunkelt in Petrischalen. Blaufärbung trat nicht auf, dagegen ging das Chlorophyll anscheinend durch die übergroße Wärme zugrunde und die Pflanzen wurden durch Mikroorganismen verdorben.

Um den Einfluß des Sauerstoffs auf den Färbungsvorgang zu studieren, wurden Mitte Mai 3 kleine Röhren mit trockenen *Metzgeria*-Stücken beschickt (vom gleichen Material):

a) mit Sauerstoff,
b) mit $CO_2$,
c) mit Luft gefüllt

und der Wärme des Südkulturhauses in einer gedeckten Schale ausgesetzt. Innerhalb von 12 Tagen war in allen 3 Versuchsröhren eine beginnende Blaufärbung zu sehen, nach weiteren 14 Tagen die Färbung stark fortgeschritten und ein Unterschied zwischen den verschiedenen Gasen nicht festzustellen. Mitte Juli, bei Abbruch des Versuchs, enthielt die mit O gefüllte Röhre 2 Rasenstückchen, die durch besonders intensive Färbung hervortraten. Da die übrigen Stücke aber in der Farbe von denen der

Vergleichsröhren sich nicht unterschieden, dürfte diese Tatsache nicht von Bedeutung sein. Eine Einwirkung des Sauerstoffs findet also nicht sicher statt.

Der gleiche Versuch war außerdem in 3 mit $CaCl_2$ gefüllten Exsikkatoren angesetzt worden, ohne daß in einem derselben nur der Beginn einer Verfärbung eingetreten wäre. Die absolute Luft- bzw. Gastrockenheit verhinderte demnach die Farbstoffbildung. Wurden die Stücke nach längerem Aufenthalt im Exsikkator herausgenommen, so trat an allen nach einiger Zeit Verfärbung ein. Wasserzugabe innerhalb des Exsikkators hatte gegen mein Erwarten keinen Erfolg bezüglich der Färbung. Vielleicht war dadurch der der Färbung günstige Feuchtigkeitspunkt in dem geschlossenen Gefäß überschritten. —

*Metzgeria*-Stücke, die hingegen in einem in Wasser stehenden Schälchen, also trocken, aber nicht in trockener Atmosphäre der Wärme des Südhauses ausgesetzt waren, zeigten schon nach 10 Tagen an einigen Ästen Blaufärbung. All diese Tatsachen zeigen, daß der Feuchtigkeitsgrad bei der Verfärbungsmöglichkeit eine Rolle spielt.

Es muß hervorgehoben werden, daß auch Stücke, die durch Überbrühen mit kochendem Wasser oder Durchschütteln mit $CS_2$ abgetötet waren, sich nach einigen Wochen verfärbten, da ich glaube, daß das für die Beurteilung der Farbstoffbildung wichtig ist.

Außerdem möchte ich erwähnen, daß blaues Material, auch wenn die Färbung erst kurze Zeit besteht, nicht wieder Lebenstätigkeit aufnehmen kann.

Diejenigen Moosrasen, die sich ohne allzu großen Wasserverlust innerhalb der Zellen gebläut hatten, deren Zellen also zur Zeit der Färbung noch nicht geschrumpft waren — es war dies z. B. bei den im Arbeitssaal langsam gebläuten Stücken der Fall —, zeigten den Farbstoff in Form von Granulationen oder Tröpfchen im Inhalt. Daneben war das Chlorophyll häufig in unverändertem Zustande zu sehen. Eine Beteiligung desselben an der Verfärbung ist also ausgeschlossen. Interessant ist, daß sich dagegen in diesen Zellen der Kern durch besonders intensive Färbung auszeichnet oder auch einzig und allein gefärbt erscheint. Ich sehe hierfür 2 Erklärungsmöglichkeiten: entweder ist der Kern selbst an der Farbstoffbildung beteiligt oder er übt eine Anziehung auf diesen natürlich entstehenden Farbstoff aus, analog seiner anziehenden Kraft auf basische Farbstoffe bei künstlicher Färbung mit Methylgrün usw.

Es ist noch einiges über die Löslichkeit des Farbstoffs in diesen frisch verfärbten Stücken zu sagen. Im großen und ganzen, d. h. bei den meisten Versuchsrasen, konnte ich den Farbstoff ebensowenig wie am alten Herbarmaterial aus den Membranen lösen (in welche er ja beim Kochen usw. eindringt), ohne ihn zu

zerstören. Nur bei Versuchspflanzen, die mit $CS_2$ durchgeschüttelt waren und im Nordzimmer nach Wochen, im Südgewächshaus an schwach beleuchteter Stelle nach ca. 1 Woche Blaugrünfärbung aufwiesen, trat der Farbstoff leicht schon durch Wasserzusatz teilweise aus. Es scheint also die Art und Weise des Absterbens für die Frage der Löslichkeit von Bedeutung zu sein; vielleicht sind die mit $CS_2$ abgetöteten Membranen durchlässiger für den Farbstoff als sonst.

Aus all dem Gesagten ziehe ich folgende Schlüsse bzw. Vermutungen:

Die Blaufärbung von *Metzgeria fruticulosa* ist immer eine postmortale; gefärbte Stücke sind nicht mehr lebensfähig. — Es scheint in der lebenden Pflanze kein direktes Chromogen, wie etwa in den indigoliefernden Pflanzen vorhanden zu sein, da der Farbeintritt auch nach rascher Abtötung ein sehr langsamer ist und weder durch Oxydation, noch durch Wasserentzug usw. unmittelbar bewirkt oder beschleunigt werden kann. Die Färbung dürfte die Folge autolytischer Prozesse sein, die durch Wärme sehr beschleunigt werden, bei vollkommenem Feuchtigkeitsentzug (Exsikkatorversuch!) aber nicht eintreten können.

Der Farbstoff ist wohl basischer Natur; er gehört dem Zellinhalt in Form von Granulationen oder Tröpfchen an, wird rot durch Säuren, ist nur unter gewissen Umständen aus den Zellen zu lösen und wird durch Alkalien leicht zerstört. Seine chemische Zugehörigkeit sowie seine Beziehung zum Kern sind noch völlig unklar.

---

## Zusammenfassung.

Da innerhalb der einzelnen Kapitel oder am Schluß derselben wiederholt Zusammenfassungen gegeben sind, seien hier nur einige Tatsachen in Kürze wiederholt:

1. Die Hauptfärbung der Moose ist durch Membranfarbstoffe hervorgerufen. Doch kommt auch Zellsaftfärbung, wie bei höheren Pflanzen vor.

2. Die Membranfarbstoffe zerfallen in 2 Gruppen, von denen die eine die Anthocyanreaktionen, die andere die Phlobaphenreaktionen ergeben. Genetisch besteht anscheinend ein Zusammenhang zwischen den Farbstoffen und den in den ungefärbten Membranen vorhandenen, gerbstoffartigen Körpern, dem sogenannten „Sphagnol" und der „*Dicranum*-gerbsäure" Czapeks. Dabei dürfte die Gruppe der braunen (phlobaphenartigen) Farbstoffe ihrem Zustandekommen nach wieder zerfallen in solche, die dem Membran-Anthocyan nahestehen, so die braunen *Sphagnum*-Farbstoffe und eine 2. umfassendere Gruppe, die vielleicht einfache Oxydationsprodukte von Gerbsäuren darstellen.

3. Näher untersucht wurden nur Vertreter der anthocyanartigen Farbstoffe der Moosmembranen. Sie erwiesen sich nicht nur auf Grund ihrer Reaktionen, ihrer Kristallisationsfähigkeit und Kristallform, sondern auch in physiologischer Hinsicht bezüglich der sie bedingenden Faktoren als Glieder der Anthocyangruppe.

4. Das Auftreten des Membrananthocyans ist in den verschiedenen Gruppen und Arten natürlich ein verschieden konstantes, d. h. nicht gleich beeinflußbar. Die Bedingungen für sein Zustandekommen dürften jedoch für viele Fälle, besonders für die labilen roten *Sphagnum*-Farben auf folgende einfache Formel zu bringen sein:

   Die Moosmembran-Anthocyane entstehen, sobald ein Mißverhältnis zwischen anorganischen und organischen Nährstoffen zugunsten der letzteren eintritt, d. h. bei starker Assimilationstätigkeit und gleichzeitiger Wachstumshemmung. Letztere kann bedingt sein durch Mangel an mineralischen Stoffen infolge von Trockenheit, zu hoher oder zu niederer Temperatur, künstlich infolge absoluter Nährstoffentziehung usw.

   Ein lokales Mißverhältnis im Ernährungszustand würde ebenso die lokale Farbbildung der Antheridienäste usw. erklären. Eine Verschiebung der Ernährungsverhältnisse ließ in allen untersuchten Fällen, mit Ausnahme der *Fossombronia*-Rhizoiden, eine willkürliche Beeinflussung der Färbung zu.

5. Der Membranfarbstoff kann nicht als Assimilationsspeicherung für die Pflanzen nützlich sein, da er in den über-

wiegenden Fällen von der Pflanze nicht wieder abgebaut werden kann. — Verschwinden des Farbstoffs wurde nur für *Orthothecium* beobachtet; hier besteht demnach vielleicht die Möglichkeit einer weiteren Verwertung; doch ist sie keineswegs nachgewiesen. —

6. Die Membranfarben der Moose sind meines Erachtens nur eine Folgeerscheinung bestimmter, oben beschriebener Ernährungsverhältnisse, ohne für das Bestehen der Pflanzen notwendig zu sein. Wenigstens entbehren die bisher üblichen Nützlichkeitstheorien, meiner Ansicht nach, festen Bodens.
7. Bezüglich der für die postmortale Blaufärbung von *Metzgeria fruticulosa* (und *boliviana*) gewonnenen Beobachtungsresultate sei auf die Zusammenfassung des letzten Kapitels verwiesen.

---

Auch an dieser Stelle möchte ich meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, für das große Interesse, das er der Arbeit gewidmet hat, und seine stete Anregung herzlichsten Dank aussprechen.

Außerdem bin ich Herrn Dr. Paul, Assistent an der bayer. Moorkulturanstalt, für sein freundliches Entgegenkommen zu warmem Dank verpflichtet.

---

## Literatur-Verzeichnis.

(1) Czapek, Fr., Zur Chemie der Zellmembranen bei Laub- und Lebermoosen. (Flora. Bd. 86. 1899.)

(2) Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Bd. 2.

(3) Gravet, Sur la couleur des sphaignes. (Rev. bryol. 1889.)

(4) Hieronymus, G., Beitr. z. Morphol. u. Biol. d. Algen. (Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz. Bd. 5. S. 468.)

(5) Janzen, P., Funaria hygrometrica. (Sonderabdr. a. Schrift. d. naturf. Gesellsch. Danzig 1909.)

(6) Kern, Sonderabdr. a. d. Jahresber. d. Schles. Gesellsch. f. vaterl. Kult. 1917.

(7) Limpricht, K. G., Die Laubmoose. (Rabenhorsts Kryptogamenflora. 4, 2.)

(8) Molisch, H., Mikrochemie d. Pflanzen. Jena 1913.

(9) Müller, K., Lebermoose. (Rabenhorsts Kryptogamenfl. 6.)

(10) Oehlmann, V., Vegetat. Fortpflanzg. d. Sphagnaceen. [Diss.] Braunschweig 1898.

(11) Paul, H., Die Kalkfeindlichkeit der Sphagna und ihre Ursache. (Mitteil. d. bayr. Moorkulturanst. H. 2. Stuttgart 1908.)

(12) Richter, Chemie d. Kohlenstoffverbindungen. Bd. 2.

(13) Russow, Zur Anatomie d. Torfmoose. (Schrift. hersg. v. d. Naturforschergesellsch. b. d. Univers. Dorpat. Bd. 3. Dorpat 1887.)

(14) Schönau, K. v., Laubmoosstudien. (Flora. 1913.)

(15) Stahl, E., Über bunte Laubblätter. 1896.

(16) Walter, Georg, Über die braunwandigen sklerotischen Gewebselemente d. Farne. (Bibl. Botan. H. 18.)

(17) Warnstorf, C., I. Leber- u. Torfmoose. (Flora d. Mark Brandenb. Bd. I. S. 309.)

— II. Sphagnales. („Das Pflanzenreich", hersg. v. Engler. H.51. Leipz. 1911. S. 12.)

(18) Willstätter, B., und Mallison, Über Variationen d. Blütenfarben. (Abhandlg. a. d. Kaiser-Wilhelm-Instit. f. Chemie. Bd. 3.)

# Die Kegelzellen innerhalb der Gefäßbündelscheide bei *Cladium Mariscus* R. Br.

Von

Dr. H. Pfeiffer, Bremen.

Mit Tafel IX.

## Einleitung.

Die von Duval-Jouve 1873 (229/30) entdeckten Kegelzellen, ein anatomisches Merkmal vieler Cyperaceen, sind in den meisten Fällen in ihrem Vorkommen beschränkt auf die Gewebestreifen über den subepidermalen Stereombündeln. In einer ausführlichen, vergleichenden Betrachtung des Gegenstandes bei allen Cyperaceengattungen, die ich demnächst abschließen werde, kann ich diese Angabe Duval-Jouves und der nachfolgenden Forscher im allgemeinen bestätigen. Gleichzeitig konnte ich aber auch gewisse Besonderheiten in der Ausbildung der Kegelzellen feststellen.

Für die Beurteilung ihrer Bedeutung ist von besonderer Wichtigkeit das Vorkommen von Kegelzellen innerhalb der Gefäßbündelscheide, das ich zuerst bei *Cladium Mariscus* fand, nun aber auch schon für vereinzelte andere Gattungen der Cyperaceen angeben kann.

### Untersuchungsmethode.

Die Kegelzellen sind auch in frisch untersuchtem Material nachzuweisen, allerdings nicht immer in der wünschenswerten Deutlichkeit. Da die Kegel verkieselt sind (Duval-Jouve u. a.), habe ich mich bei Küster (1897, 137) nach einem vorteilhafteren Untersuchungsmedium umgesehen und entschloß mich zur Einwirkung von leicht siedendem Phenol (konzentr. Karbolsäure) auf die Pflanzen. Wegen des hohen Brechungsexponenten läßt Phenol die Kieselbildungen scharf hervortreten. Beim Überführen aus Phenol in Kanadabalsam muß man nach dem Vorgange Küsters noch für einige Zeit die Schnitte in Nelkenöl übertragen. Trotz des noch höheren Brechungsexponenten eignet sich nach meinen Erfahrungen $\alpha$-Monobromnaphtalin weniger gut, sowohl zum Einschließen der fertigen Präparate (gleiche Erfahrung von M. Frohnmeyer [1914, 6]), als auch als Untersuchungsmedium.

## Untersuchungsbefund.

Bei sämtlichen untersuchten *Cladium*-Arten[1]) fand ich in der Epidermis von Stempel, Blättern und Blattscheiden über den subepidermalen Stereomrippen die von Duval-Jouve hier zuerst beobachteten Kegelzellen[2]). Sie liegen in 2 oder 3 (selten 1) Längsreihen und sind zuweilen durch typisch gebaute Epidermiszellen unterbrochen, wie aus den Bildern der Epidermis klar hervorgeht. Bei *Cladium Mariscus* kommen außer den an diesen Streifen der Epidermis lokalisierten Kegelzellen noch im tieferen Mesophyll gelegene vor. Die mehrschichtigen, stereomatischen Scheiden der Gefäßbündel des Blattes und Stengels werden von einer Parenchymschicht umschlossen, die fast durchgängig das Aussehen der genannten Kegelzellen zeigt. Dem Festigungsgewebe aufsitzend, finden sich in einigen der parenchymatischen Zellen mit dünnen Außenwänden 3—10 $\mu$ breite und um 1—4 $\mu$ vorragende Kegel, die ein auffallend starkes Lichtbrechungsvermögen zeigen und schon dadurch ihre chemische Natur annähernd verraten. Ihr Verhalten beim Einfluß von leicht siedendem Phenol (konzentr. Karbolsäure) entspricht ganz dem der Kieselkegel in den über Stereom gelegenen Kegelzellen. Nicht selten finden sich auch mehr als 1 Kegel in einer Zelle nebeneinander, oder der Kegel zeigt einen unregelmäßigen Außenrand derart, daß seiner Mantelfläche ein zweiter kleinerer aufgesetzt erscheint; alles Verhältnisse, wie sie auch den Kegelzellen Duval-Jouves zukommen, ohne daß er allerdings auf diese Variationen näher eingeht. Die übrigen untersuchten *Cladium*-Arten zeigen die Kegelzellen als Scheide um die Gefäßbündel entweder gar nicht oder nur in schwacher Andeutung. Ebenso sind wiederum bei *Cladium Mariscus* auch die Stereombelege nach meinen Querschnitten dort, wo sie an das Mesophyll grenzen, häufig von parenchymatischen Kegelzellen umgeben. Auch hier ist der Fuß des Kegels dem Stereom aufsitzend, die Spitze von ihm abgewendet.

---

[1]) Das Material verdanke ich dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Dr. Farenholtz, Assist. am Städt. Mus. Bremen. Aus dem Generalherbar des Museums konnte ich untersuchen:

1. *Cladium Mariscus* R. Br. (H. J. Mennel, Haw. perd. Sandwich, 1883.)
2. Ebenso. (Dr. H. Dreier, Borkum, Juli 1900.)
3. Ebenso. (Bitter, Drecksee bei Kiel, Juli 1895.)
4. *Cl. mariscoides* Trin. (K. M. Wiegand, nördl. Vereinigte Staat., Juli 1896.)
5. *Cl. occidentale* Schr. (C. Wright, no. 1534, ohne Fundort).
6. *Baumea flexuosa* Boeckel. (J. M. Hildebrandt, Statio Nosi-bé, Sept. 1879.)
7. *B. teretifolia* (R. Br.) Palla. (W. Forsyth auf Sandsteinhügeln im Port Jackson-Distr. bei Sidney, Sept. 1900).
8. *B. acuta* (Labill.) Palla [*Cl. schoenoides* R. Br.]. (E. Cheel, Fundort wie vorige, Okt. 1900.)
9. *Machaerina restioides* Vahl. (Sa. de Laquillo, in monte Jimenes [Porto-rica], det. O. Boeckel., VII. 85.)

[2]) Er untersuchte gleichfalls *Cl. Mariscus*. ([1873] 229!).

## Mutmaßliche physiologische Bedeutung der Erscheinung.

Kämen die verkieselten Gebilde ganz beliebig zerstreut in der Epidermis vor, dann wäre die Annahme, daß es funktionslose Ausscheidungsprodukte des Stoffwechsels seien, naheliegend. Wegen ihrer Lokalisierung hat man aber Erwägungen nach ihrer physiologischen Bedeutung gemacht. Westermaier (1884, 65) hält die Kegel für ein Transpirationsschutzmittel. ,,Nähert sich bei steigendem Wasserverlust die Epidermisaußenwand der Innenwand, so ist durch die Kegel die gänzliche Unterbrechung des Wasserverkehrs in diesen Zellen verhindert, indem sich die Außenwand wohl an die Spitze des Kegels anlegen kann, die Region rings um die Basis des Kegels dagegen dem Verkehr offen bleibt.“ Diese Auffassung kann nicht bestehen bleiben, wenn man an die Verteilung der Kegelzellen auf die einzelnen Organe der Cyperaceen denkt. Wilczek (1892, 194) lehnt schon seine Erklärung für die Kegelzellen an der Fruchtschale der Cyperaceen ab. Als Nebenfunktion nimmt er für die Grundmembran des Kegels die Speicherung von Wasser an. ,,Wir hätten hier alsdann einen Spezialfall der Epidermis als Wasserspeichergewebe, indem hier die Speicherung in der Membran und nicht, wie gewöhnlich, im Lumen der Zelle erfolgt“ (S. 195, Fußnote 1). Diese Auffassung scheint wiederum für die im Mesophyll den Stereomrippen anliegenden Kegelzellen nicht zu stimmen. Haberlandt (1884, 73) ist der Auffassung, daß die den Stereombündeln aufgelagerten, kegelförmig verdickten Innenmembranen der betreffenden Zellen eine Verstärkung der Festigungselemente bilden. Wahrscheinlich ist die Bedeutung der Kegelzellen rein mechanisch. Alle anderen Auffassungen werden nicht dem mannigfachen Vorkommen der Kegelzellen und ihrer vielfachen lokalen Beziehungen gerecht, die wir gerade bei *Cl. Mariscus* in so wechselnder Art kennen lernten. In dieser Hinsicht ähneln die im Mesophyll gelegenen Kegelzellen um die Gefäßbündel und als Saum der Stereombelege bei *Cl. Mariscus* den verkieselten, zahnrädchenartigen Leisten in der Gefäßbündelscheide bei *Eleocharis plantaginea*, von der Schilling (1918, 516) berichtet. Oder entsprechen die Kieselkegel den verkieselten Inkrustationen der Radialwände der Bulliformzellen (Blasenzellen) von der Blattoberseite von *Scleria verticillata* und *hirtella* (Holm [1899, 10]) und damit dem von Grob und Frohnmeyer näher studierten Kieselinhalt der ,,Kieselkurzzellen“ der Gramineen?

10. I. 1920.

---

## Zitierte Literatur.

Duval-Jouve, Sur une forme de cellules épiderm. qui paraissent propr. ex Cypér. (Bull. Soc. bot. de France. T. 20. 1873. p. 1—95.) — Dieselbe Arbeit mit einem Nachsatz. (Mém. de la sect. des scienc. de l'Acad. d. Scienc. et lett. de Montpellier. T. 8. P. 3. 1873. p. 227—234.)

Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie. Leipzig 1884. S. 73.

Westermaier, Üb. Bau u. Funkt. d. pflanzl. Hautgewebesystems. (Pringsh. Jahrb. Bd. 14. 1884. S. 43—81.) — Cf. auch seine Arbeit in Sitz.-Ber. d. K. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1882. S. 837—843.

Kohl, F. G., Anat.-phys. Untersuchung d. Kalksalze u. Kieselsäure in d. Pfl. Marburg 1889. S. 303.

Wilczek, Beitr. z. Kenntn. d. Baues d. Frucht usw. d. Cyperaceen. (Bot. Centralbl. Bd. 51. 1892. S. 129, 193, 225, 257 usw.)

Küster, Über Kieselablager. im Pflanzenkörper. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 15. 1897. S. 137.)

Holm, On the anat. of some N.-Amer. spec. of Scleria (Studies in the Cyperaceae. VIII). (Americ. Journ. of scienc. Vol. 7. 1899. p. 5—12.)

Frohnmeyer, M., Die Entst. u. Ausb. d. Kieselz. bei d. Gram. (Biblioth. Botan. H. 86. 1914. S. 6.)

Schilling, Eigent. Ausgestaltg. d. Gefäßbündelscheide bei *Eleocharis plantaginea.* (Zeitschr. f. Bot. Bd. 10. 1918. S. 512—516.)

Pfeiffer, H., Üb. d. syst. Stellung d. Gatt. *Caustis I.* (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 37. 1919.)

Pfeiffer, H., Revision d. Gatt. ***F.cinia,*** Bremen 1920. S. 5 usw.

---

# Beiträge zur Kenntnis der Gattung Populus.

Von

**Jakob Graf,** Worfelden (Hessen).

(Mit Tafel X und XI und 10 Abbildungen im Text.)

Die noch unsichere Stellung der *Salicaceae* im natürlichen System gab den Anlaß, die Entwicklungsgeschichte einiger *Populus*-Arten näher zu studieren.

Abgesehen von einer kleinen Notiz, welche J. Chamberlain (2) in seiner Arbeit über *Salix* bezüglich des mehrzelligen Archespors bei *Populus tremula* macht, habe ich nirgends Angaben über die Entwicklungsgeschichte in der Literatur gefunden.

Das Material wurde in der Umgebung von Frankfurt a. M. gesammelt. Da sich die Entwicklungsdauer der Makrospore vom Sommer bis zum Frühjahr erstreckt, und da beim Beginn meiner Arbeit die Befruchtung bereits vollzogen war, setzte ich das Sammeln von Material bis zum Frühjahr 1920 fort. Während der Monate Januar, Februar und März wurden die weiblichen Blütenknospen in Abständen von 2—3 Tagen fixiert. Zum Fixieren bewährte sich am besten das schwächere Flemmingsche Gemisch von Chrom-Osmium-Essigsäure. Auch die Juelsche Lösung (Chromsäure-Platinchlorid-Eisessig) bewährte sich i. a. gut, lieferte aber weniger klare Bilder als das Flemmingsche Gemisch. Das meiste Material wurde nach dem Heidenhainschen Verfahren mit Eisenhämatoxylin gefärbt, was zufriedenstellende Resultate ergab. Nur zur Ermittlung des Pollenschlauchverlaufs erwies sich Pianesefärbung mit nachfolgender Differenzierung durch Salzsäure-Alkohol als zweckmäßiger. Für das Studium der Anatomie des Holzes und der Blätter wurden Handschnitte an lebendem Material angefertigt. Blüte und Embryosack wurden nur an Mikrotomschnitten studiert, wobei die Schnittdicke 6—8 $\mu$ betrug.

Die Untersuchungen wurden sämtlich im Botanischen Institut der Universität zu Frankfurt a. M. unter Leitung meines verehrten Lehrers, des Herrn Geh. Rat Prof. Dr. M. Möbius ausgeführt, dem ich auch an dieser Stelle für seinen Rat und seine Unterstützung, die er mir in freundlichster Weise hat zuteil werden lassen, meinen aufrichtigsten Dank ausspreche.

## Die Anatomie von Achse und Blatt.

Hinsichtlich der anatomischen Verhältnisse, soweit sie für die Gattung *Populus* charakteristisch sind, schließe ich mich den eingehenden Untersuchungen Soleredérs (23) an.

An weiteren systematisch brauchbaren Beobachtungen möchte ich vor allem ein Merkmal hinzufügen, das sich nicht bloß auf die Gattung *Populus*, sondern auch auf die ganze Familie der *Salicaceae* zu erstrecken scheint. Es ist dies das konstante Auftreten von Sekretzellen im Mark der Achse, was allerdings nur an den jüngsten Trieben zu beobachten ist, während an älteren Jahrestrieben infolge starker Sklerotisierung der Markzellen jene Differenzierung nicht mehr nachweisbar ist.

Stellt man durch einen noch grünen, unverholzten Trieb irgendeiner *Populus*-Art Querschnitte her, so fallen unter den

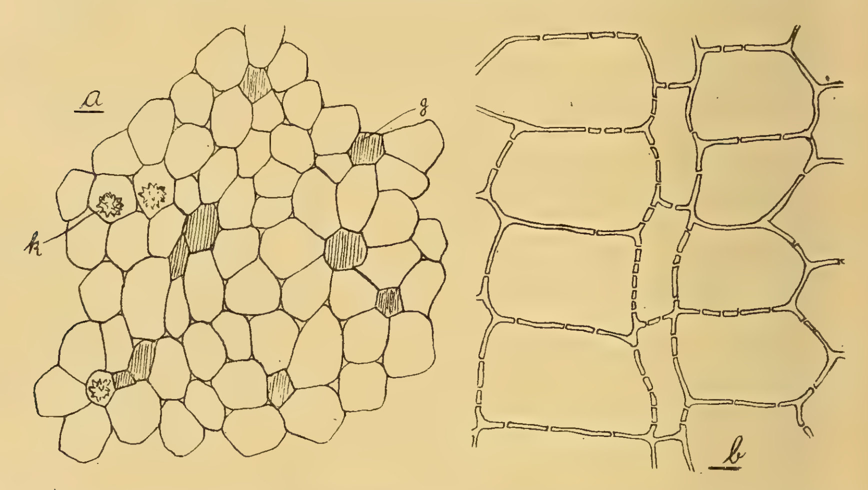



**Abb. 1.**
***a:*** **Querschnitt durch den Markzylinder eines jungen Triebes von *P. canadensis.***
***k:*** **Kristalldruse, *g:* gerbstoffhaltige Zelle.**
***b:*** **Längsschnitt durch das Mark eines jungen Triebes von *P. alba.***

großen, mehr oder weniger mit Stärke erfüllten typischen Markzellen kleinere, zerstreut liegende Zellen auf, die je eine Kristalldruse, seltener große Sphärite aus oxalsaurem Kalk führen. Läßt man Kalilauge auf den Schnitt einwirken, so kann man eine dritte Art von Markzellen unterscheiden, deren Inhalt sich deutlich trübt und rötlich färbt. Diese Zellen zeichnen sich vor den gewöhnlichen Markzellen ebenfalls durch ihre Kleinheit aus und weisen weder Stärke noch Kristalle als Inhaltsbestandteile auf. Wie Fig. 1 a darstellt, sind sie über den ganzen Querschnitt des Markzylinders zerstreut und liegen gewöhnlich vereinzelt, seltener zu zweien nebeneinander. Die Reaktion mit Kaliumbichromatlösung ergab einen rotbraunen Niederschlag in den Zellen, was auf Gerbstoff schließen läßt. Die Struktur dieser gerbstoffführenden Zellen tritt erst klar auf Längsschnitten hervor. Fig. 1 b zeigt eine Partie

aus dem Längsschnitt durch das Mark von *P. alba*. Die Sekretzellen unterscheiden sich nicht bloß durch ihren Inhalt, sondern sind auch durch ihre Anordnung, Form und die Struktur ihrer Wände von dem übrigen Markgewebe auffallend verschieden. Sie sind in ununterbrochenen Reihen angeordnet, die das Mark seiner ganzen Länge nach durchziehen. Während die gewöhnlichen Markzellen in radialer Richtung mehr oder weniger gestreckt sind, zeigen die einzelnen Sekretzellen eine ausgesprochene Längsstreckung in achsialer Richtung, was bei den verschiedenen Arten verschieden stark ausgeprägt ist. So sind bei *P. canadensis* und *P. nigra* die Sekretzellen von ziemlich isodiametrischer Gestalt, so daß der Formenunterschied von den typischen Markzellen nur gering ist. Auch an Größe stehen die Sekretzellen den gewöhnlichen Markzellen nur wenig nach.

Bei *P. tremula* und *alba* dagegen geht die Differenzierung beträchtlich weiter. Hier sind die Sekretzellen verhältnismäßig klein und schlauchförmig gestreckt, so daß man unwillkürlich an das Mark von *Rosa semperflorens* (25) erinnert wird, woselbst aber die gerbstoffhaltigen Elemente in noch viel ausgesprochenerem Maße den Charakter eines Leitgewebes tragen, was besonders in der reicheren Tüpfelung der Querwände zum Ausdruck kommt. Während sich die Längs- und Querwände von ein- und derselben Sekretzelle sowohl hinsichtlich der Wandstärke als auch hinsichtlich der Zahl der Tüpfel nicht im geringsten voneinander unterscheiden, scheint andererseits zwischen den Sekretzellen und den übrigen Markzellen insofern ein Unterschied zu bestehen, als die Wände der Sekretzellen verhältnismäßig mehr Tüpfel aufweisen als die der Nachbarzellen. Dies gilt jedoch nur für *P. tremula* und *alba*. Bei sämtlichen Markzellen kommen nur einfache Tüpfel vor. In bezug auf Wandstärke herrscht zwischen den verschiedenen Zellen des Marks kein Unterschied. Queranastomosen zwischen den einzelnen gerbstoffführenden Zellreihen, wie sie bei *Rosa semperflorens* auftreten, sind bei *Populus* nicht vorhanden.

Längsschnitte durch noch junge, grüne Triebe von *Salix caprea* zeigten ebenfalls Zellreihen im Markzylinder, die ganz mit den Sekretzellen von *Populus* übereinstimmten. Wir haben also hier ein Merkmal, das sich nicht nur auf die Gattung *Populus*, sondern auch auf *Salix* zu erstrecken scheint.

Weitere Merkmale, die weniger für die Charakteristik der Gattung, als für die der einzelnen Arten wertvoll sind, wurden besonders am Blatt festgestellt. Untersucht wurden Blätter von *P. canadensis, nigra, tremula* und *alba*. Alle diese Arten stimmen zunächst darin überein, daß die Epidermiszellen der Blattoberseite beträchtlich größer sind als die der Unterseite. Ferner besitzen die Epidermiszellen der Oberseite durchweg dickere Wände als die der Unterseite des Blattes. Dieser letztere Unterschied ist jedoch bei *P. nigra* am schwächsten ausgeprägt. Besonders auffallend ist er bei *P. canadensis*, wo die Epidermiszellen der Oberseite außerordentlich stark verdickte Innenwände besitzen, die

zackig zwischen die benachbarten Palisadenzellen vorspringen, so daß ein fester, inniger Verband entsteht (Fig. 2 A). Diese Festigkeit der Blattoberseite wird bei *P. canadensis* noch durch eine dicke Kutikula erhöht, wie es sich bei *P. tremula* und *alba* findet. Auch hierin macht wiederum *P. nigra* eine Ausnahme, indem weder die Kutikula der Ober-, noch die der Unterseite stark ausgebildet ist (Fig. 2 B). Während *P. canadensis* nur auf der Blattoberseite eine dicke Kutikula besitzt, sind *P. tremula* und *alba* sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite des Blattes durch eine sehr starke Kutikula ausgezeichnet (Fig. 2 C, D). Die größte Stärke erreicht dieselbe auf der Blattunterseite von *P. tremula*, wo sie überdies durch ihre merkwürdige Struktur auffällt. Wie an Fig. 2 C ersichtlich ist, besitzt bei *P. tremula* die Kutikula

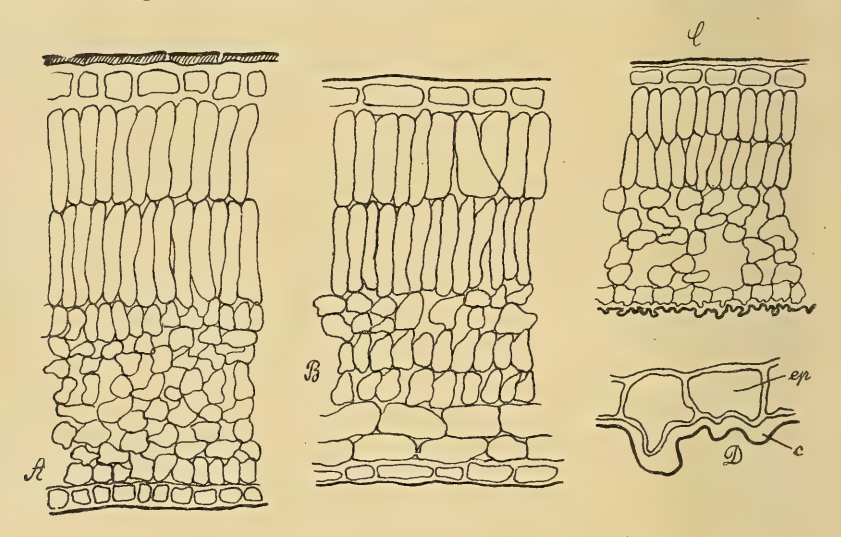



**Abb. 2.**

**Blattquerschnitte, *A:* von *P. canadensis*, *B:* von *P. nigra*, *C:* von *P. tremula* (nicht so stark vergrößert wie *A* und *B*). *D:* Die Epidermiszellen der Blattunterseite von *P. tremula* nach Fig. C.**

zahlreiche unregelmäßige Verdickungen, die sich bei Flächenansicht als leistenartige Vorsprünge erweisen. Fig. 2 D zeigt einen Querschnitt durch die Epidermis der Blattunterseite von *P. tremula* bei stärkerer Vergrößerung. Die Kutikularleisten sind von verschiedener Höhe. Sie kommen dadurch zustande, daß die Kutikula stellenweise hervorgewölbt und daselbst stark verdickt ist. Die Außenwände der Epidermiszellen folgen den Bewegungen der Kutikula, so daß die Frage entsteht, ob die Vorwölbungen von den Epidermiszellen ausgehen, oder durch Druck- und Zugverhältnisse in der sich verdickenden Kutikula ausgelöst werden. Betrachtet man bei *P. tremula* die Epidermis der Blattunterseite von der Fläche, was in Fig. 3 dargestellt ist, so sieht man, wie die Verdickungsleisten meistens an einer Spaltöffnung beginnen und sich in geschlängeltem Verlauf bisweilen bis zur

benachbarten Spaltöffnung hinziehen. Häufig auch umfassen die Kutikularleisten die Spaltöffnungen bogenartig, ohne ihren Ausgang von ihnen zu nehmen. Zwischendurch sind kürzere, stark geschlängelte Leisten eingestreut, so daß die ganze Blattfläche damit versehen ist. Die Kutikularleisten sind es, die den Blättern von *P. tremula* auf ihrer Unterseite jenen matten, grauen Glanz verleihen.

Bei *P. alba* ist die Kutikula der Blattunterseite ähnlich gebaut. Aber hier beschränken sich die Verdickungsleisten nur auf die nächste Umgebung der Spaltöffnungen. Bei *P. canadensis* und *nigra* erscheint die Epidermis der Blattunterseite vollständig glatt, da Kutikularleisten überhaupt nicht vorhanden sind. Die Kutikula erweist sich also als geeignet, die verschiedenen Arten von *Populus* zu unterscheiden.

Weitere wertvolle Strukturverschiedenheiten, die gleichfalls nur für die Artcharakteristik von Bedeutung sind, zeigt das Blatt im Querschnitt. Bei *P. canadensis* besteht das Palisadenparenchym aus zwei Schichten schmaler, langgestreckter Zellen, die fast lückenlos aneinanderschließen und reichlich Chlorophyll enthalten. Darunter liegt das chlorophyllärmere Schwammparenchym, das an Mächtigkeit dem Palisadenparenchym gleichkommt. Häufig kommt zu dem zweischichtigen Palisadenparenchym stellenweise noch eine dritte Schicht von Palisadenzellen, die sich unmittelbar nach unten anschließen, aber nicht die Länge der übrigen Palisadenzellen erreichen. Das Schwammparenchym besteht aus unregelmäßigen, rundlichen Zellen, die zahlreiche Lücken zwischen sich lassen. Nach der Blattunterseite zu nimmt der Chlorophyllgehalt mehr und mehr ab, bis schließlich die an die Epidermis angrenzenden Zellen überhaupt kein Chlorophyll mehr besitzen. Indem sich diese Zellen dicht aneinander reihen, entsteht eine Art Hypodermis. Eine solche ist in noch viel ausgesprochenerem Maße bei *P. nigra* ausgebildet (Fig. 2 B). Hier befinden sich anschließend an die Epidermis der Blattunterseite zwei Lagen von chlorophyllfreien Zellen, die so dicht aneinanderstoßen, daß nur kleine Interzellularen entstehen. Diese Hypodermiszellen sind von rechteckiger Gestalt und viel größer als die Zellen des Schwammparenchyms und der Epidermis. Bisweilen sind sie durch lockeres, chlorophyllarmes Schwammparenchym unterbrochen, wodurch offenbar die Verbindung zwischen dem Mesophyll und den Spaltöffnungen hergestellt wird.

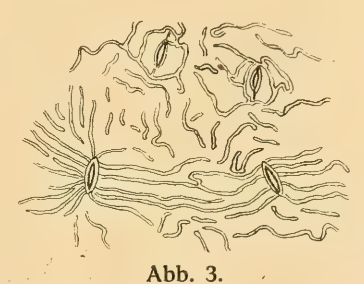


**Abb. 3.**
**Die Epidermis der Blattunterseite von *P. tremula* von der Fläche gesehen, die Spaltöffnungen und die Kutikularleisten zeigend.**

Bei *P. alba* und *P. tremula* besteht das Schwammparenchym aus rundlichen Zellen, welche ein lockeres Gewebe mit großen

Interzellularen bilden (Fig. 2 C). Das Chlorophyll ist gleichmäßig in die Parenchymzellen verteilt, die sich bis zur unteren Epidermis erstrecken. Eine Hypodermis ist bei *P. alba* und *tremula* nicht vorhanden. Das Palisadenparenchym besteht gewöhnlich nur aus zwei Zellagen; bei *P. alba* wird es häufig zu beiden Seiten der Gefäßbündel dreischichtig.

Wertvolle Artmerkmale sind ferner in der Verteilung der Spaltöffnungen auf den beiden Blattflächen gegeben. So sind bei *P. canadensis* und *P. nigra* Ober- und Unterseite des Blattes mit Spaltöffnungen versehen. Auf der Unterseite sind sie zahlreicher vorhanden als auf der Oberseite. Bei *P. alba* und *tremula* treten dagegen Spaltöffnungen nur auf der Blattunterseite auf.

Aus den angeführten anatomischen Merkmalen geht klar hervor, daß sich *P. alba* und *tremula* einesteils, *P. canadensis* und *P. nigra* andernteils besonders nahe stehen. Auch in äußeren Merkmalen, wie Form und Größe der Blätter, Struktur der Blüten usw. sind bekanntlich die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *P. alba* und *tremula* viel enger als zwischen *P. alba* bzw. *P. tremula* und einer der beiden anderen Arten. Es wird also der Verwandtschaftsgrad zwischen den einzelnen Arten, wie er morphologisch zum Ausdruck kommt, durch die anatomischen Merkmale bestätigt.

Ferner besteht die interessante Tatsache, daß die zunehmende Ausdehnung des Palisadenparenchyms nach der Blattunterseite hin nur bei denjenigen Arten vorhanden ist, wo gleichzeitig die Spaltöffnungen auf beide Blattflächen verteilt sind, also bei *P. canadensis* und *P. nigra*. Offenbar stehen diese zwei Erscheinungen in ursächlichem Zusammenhang. Eine Erklärung hierfür ist vielleicht in dem Schaukeln der Blätter um ihre Längsachse zu suchen, indem man sich vorstellt, daß dadurch der funktionelle Gegensatz zwischen Ober- und Unterseite des Blattes dermaßen stark verwischt wird, daß beide Blattflächen nahezu gleiche Mengen Licht empfangen. Daß sich auf diese Weise unter dem Einfluß des Lichtes die untere Blattfläche der oberen durch Ausbildung eines Palisadenparenchyms und umgekehrt sich die obere der unteren Blattfläche durch das Auftauchen von Spaltöffnungen allmählich angeglichen hat, ist sehr wahrscheinlich, wenn man bedenkt, in welch hohem Maße das Licht als einflußreicher Faktor für diese Strukturverhältnisse in Betracht kommt (7).

## Die Bildung der männlichen und weiblichen Infloreszenz.

Schon im Juli sind männliche und weibliche Blütenknospen in den Blattachseln der jüngsten Jahrestriebe vorhanden, und bereits auf diesem Stadium sind sie vor den Laubknospen durch ihre beträchtlichere Größe kenntlich. Auch zwischen den männlichen und weiblichen Blütenknospen besteht ein bemerkens-

werter Unterschied, indem während der ganzen Entwicklungsdauer die männlichen dicker und länger sind als die weiblichen. Diese Erscheinung ist darin begründet, daß die Zahl der Staubblätter je einer Blüte viel größer ist, als die der Fruchtblätter. Im Zusammenhang hiermit geht der Dimorphismus der Geschlechter noch weiter, indem der mächtiger entfaltete männliche Blütenapparat reichlichere Zuleitung von Nährstoffen erfordert als die weiblichen Blüten. Dies setzt voraus, daß die zuleitenden

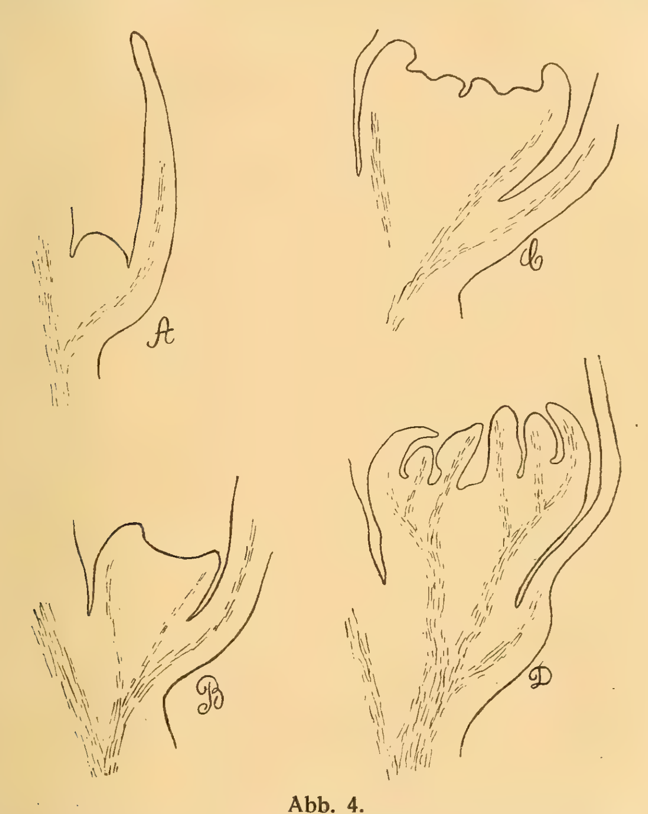



**Abb. 4.**
**Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der männlichen Blüte von *P. canadensis* (vom Juli). Sämtliche Figuren gehören einem Längsschnitt durch eine männliche Infloreszenz an.**

Organe bei den männlichen Pflanzen stärker ausgebildet sind als bei den weiblichen. So sind die Zweige der weiblichen Pflanzen viel schlanker und dünner als die der männlichen, ebenso sind bei ersteren die Blätter kleiner als bei letzteren. Der Geschlechtsdimorphismus bedingt also einen verschiedenen Habitus der männlichen und weiblichen Pflanzen, der sich außer den erwähnten Verschiedenheiten der Zweige und Blätter sogar in der Größe der einzelnen Pflanze äußert. In den von mir beobachteten Ständen von *P. tremula* waren es immer die männlichen Exemplare, die durch ihre beträchtlichere Größe vor den weiblichen auffielen.

In den weiblichen Blüten wurden in der Regel zwei, bei *P. canadensis* jedoch auch 3 und 4 Fruchtblätter angetroffen, während die Zahl der Staubblätter ∞ ist.

Die Aufblühfolge innerhalb der Infloreszenz geht von unten nach oben vor sich. Längsschnitte durch männliche Blütenknospen vom Juli zeigen am Gipfel der Infloreszenzachse kleine abgerundete Zellhöcker, während an der Basis bereits Achsenbecher und Staubblätter deutlich differenziert sind (Fig. 4). Genau so verhalten sich die weiblichen Blütenstände. Der Achsenbecher bildet sich, indem in der Achsel des Tragblattes der rundliche Zellhöcker am Rande stärker wächst, so daß er sich zunächst

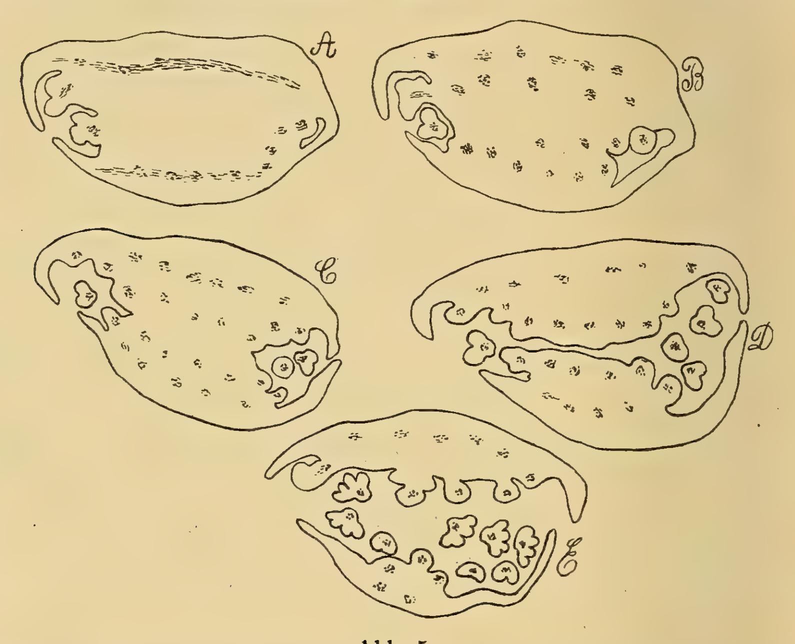



**Abb. 5.**
**Aufeinanderfolgende Querschnitte durch eine junge männliche *Populus*-Blüte (vom Juli). Die Buchstaben bezeichnen die Schnittfolge von unten nach oben in der Blüte.**

oben abflacht und sodann in der Mitte eine muldenförmige Vertiefung bekommt, die von einem nach innen überhängenden Ringwall umgeben ist. Bald bilden sich auf der Scheibe des Achsenbechers Erhebungen, die künftigen Staub- bzw. Fruchtblätter. Bei den Staubblättern ist zu bemerken, daß sie in zentrifugaler Folge entstehen (Fig. 4 C und D).

Fig. 4 D, die einen Längsschnitt durch eine junge männliche Einzelblüte darstellt, zeigt, daß die Staubblätter in zwei Gruppen angeordnet sind. Dementsprechend bilden auch die Gefäßbündel des Achsenbechers zwei Systeme, indem die beiden in den Achsenbecher eintretenden Gefäßstränge sich so aufteilen, daß jeder seine Abzweigungen nach der ihm zugehörigen Staubgefäßgruppe entsendet. Beide Gruppen kehren sich gegenseitig den Rücken zu,

so daß die Pollenfächer sämtlich nach dem Rande des Achsenbechers gerichtet sind, also teils nach der Infloreszenzachse zu, teils von ihr weg. Eine Serie von Querschnitten durch eine junge männliche Blüte ist in Fig. 5 A—E dargestellt. Die Buchstaben geben die Reihenfolge von unten nach oben an. Der bilateral-symmetrische Bau des Achsenbechers und die entsprechende Anordnung der Staubblätter treten hier ebenfalls deutlich hervor. Der Achsenbecher ist an seiner Basis einheitlich, spaltet sich aber nach oben in zwei Teile auf, wovon stets der eine der Hauptachse zu-, der andere von ihr abgekehrt ist. Es sind von entgegengesetzten Seiten her zwei Einbuchtungen vorhanden, die nach oben hin immer tiefer werden und auf der Scheibe des Achsenbechers zusammentreffen, während sehr häufig nach unten hin

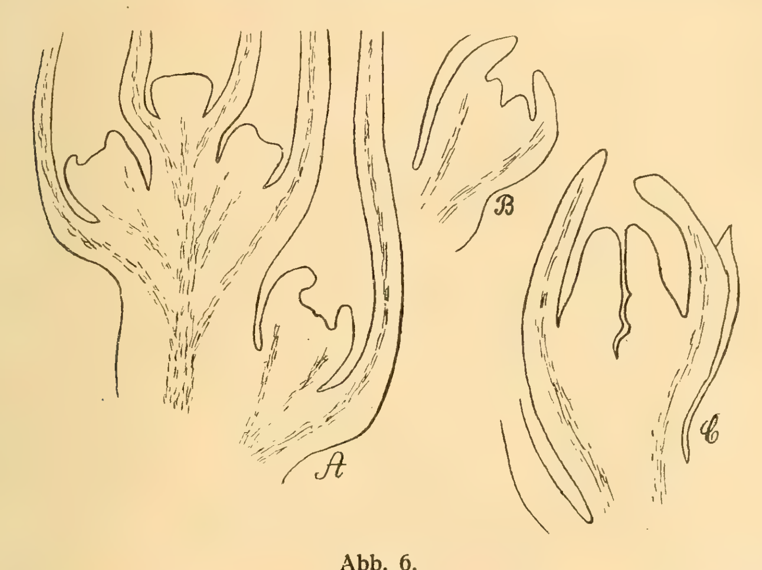



**Abb. 6.**
**Aufeinanderfolgende Entwicklungszustände weiblicher Blüten von *P. canadensis*; sämtlich von einem Längsschnitt durch eine weibliche Infloreszenz.**

der Rand nicht vollständig aufgeschlitzt ist, so daß auf jeder Seite eine taschenartige Vertiefung bleibt. Die Staubgefäße sind, wie aus der Anordnung der Gefäßbündel zu schließen ist, auf jeder Hälfte des Diskus in zwei Reihen angeordnet. Der der Infloreszenzachse zugewandte Teil des Achsenbechers bleibt später im Wachstum zurück, so daß der äußere Lappen den wesentlichsten Teil des Achsenbechers ausmacht. Das Diagramm der männlichen Blüte würde also darzustellen sein, wie es Fig. 20, Tfl. XI zeigt. Wir sehen daran, wie der Achsenbecher oben und unten perigonblattartig wächst, während er links und rechts von der Hauptachse weit zurückbleibt; später jedoch wird dieser Unterschied durch nachträgliches Wachstum wieder verwischt, weshalb es zu verstehen ist, daß Eichler (3) im Diagramm der männlichen Blüte von *Populus* weder den bilateral-symmetrischen Bau des Achsen-

bechers, noch die entsprechende Anordnung der Staubgefäße zum Ausdruck bringt. Obwohl diese Struktur nur im Jugendzustand zu erkennen ist, scheint sie mir doch für die Systematik so wichtig zu sein, daß sie verdient, im Diagramm zum Ausdruck gebracht zu werden. Auf die phylogenetische Bedeutung des Achsenbechers werde ich an einer späteren Stelle näher eingehen.

Die weiblichen Blüten entstehen zur selben Zeit und in der nämlichen Entwicklungsfolge innerhalb der Infloreszenz wie die männlichen. Während die oberen Blüten erst das Stadium völlig undifferenzierter Zellhöcker erreicht haben, sind diejenigen an der Basis der Infloreszenz schon deutlich in Achsenbecher und Fruchtblätter differenziert. Im Gegensatz zur männlichen Blüte ist bei der weiblichen der Achsenbecher von allem Anfang an einheitlich. Ein stärkeres Wachstum des Bechers zeigt sich nur auf der von der Hauptachse abgekehrten Seite.

Die beiden Fruchtblätter erheben sich als einheitlicher Ringwall (Fig. 6 B), welcher beim Emporwachsen nur eine enge Ovarialhöhle bildet, in die schon die Anlagen der Samenknospen hineinragen, noch ehe die Ovarialhöhle durch Verwachsen der Fruchtblätter oben abgeschlossen ist (Fig. 6 C). Die beiden parietalen Plazenten liegen in der Medianebene. Sie verbleiben im unteren Teil des einfächerigen Fruchtknotens. Die beiden Fruchtblätter stehen links und rechts von der Infloreszenzachse. Die Zahl der Samenknospen ist bei den einzelnen Arten verschieden. Bei *P. alba* beträgt sie stets vier, bei *P. tremula* ungefähr 6—10, bei *P. canadensis* sind sie noch zahlreicher vorhanden.

Der Fruchtknoten besteht in der Regel aus zwei Fruchtblättern. Wie schon erwähnt, wurden nur bei *P. canadensis* Abweichungen gefunden, woselbst es nicht selten vorkommt, daß in ein- und derselben Infloreszenz neben den aus zwei Karpellen gebildeten Fruchtknoten auch solche vorkommen, die aus 3 oder 4 Fruchtblättern gebildet sind. Dementsprechend sind dann auch 3 oder 4 Plazenten vorhanden. Ferner sind bei solchen Abweichungen nicht 2, sondern 3 bzw. 4 Narbenäste ausgebildet.

Im Habitus sind die weiblichen Blüten von *P. canadensis* einerseits und diejenigen von *P. tremula* und *alba* andererseits insofern voneinander verschieden, als erstere gedrungen, letztere schlank und klein erscheinen (Fig. 7).

An dieser Stelle möchte ich noch eine Abnormität erwähnen, die mir in einem Längsschnitt durch eine junge weibliche Infloreszenz von *P. canadensis* begegnete, und die ich außerdem nicht wieder angetroffen habe. Die weibliche Infloreszenz hatte als terminale Blüte in einem normal ausgebildeten Achsenbecher statt der beiden Fruchtblätter ein großes Staubblatt. Dasselbe bestand aus einem kurzen, dicken Filament, das an seinem Ende 4 Pollensäcke trug. Durch das Filament, das der Mitte des Achsenbechers entsprang, führte ein Leitbündel, welches nach jeder Antherenhälfte eine Abzweigung entsandte. Archespor und Tapetum waren normal ausgebildet.

Hinsichtlich der Blütenstruktur war dies die einzige Abnormität, die unter dem zahlreich untersuchten Material angetroffen wurde. Bei *P. tremula* und *P. alba* wurden keine Abweichungen vom Normaltypus beobachtet.

Material vom August zeigte bereits die ersten Ansätze zu den Samenknospen, und zwar nur in Blüten von der Basis der Infloreszenz, während man in der Richtung nach der Spitze des Blütenstandes alle Entwicklungsstufen rückwärts verfolgen konnte, bis zu dem Zustand, wo Ansätze weder zu dem Achsenbecher,

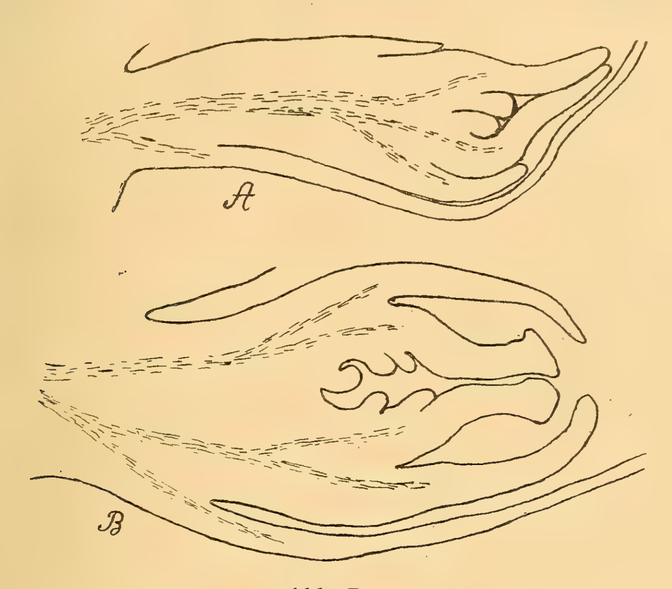



**Abb. 7.**
**Längsschnitte durch weibliche Einzelblüten, *A*: von *P. alba*, *B*: von *P. canadensis*. (Beide vom September.)**

noch zu den Fruchtblättern wahrzunehmen waren (Fig. 6 A—C). Wie Fig. 6 C zeigt, lassen die jugendlichen Fruchtblätter zunächst nur einen engen Spalt als Ovarialhöhle frei. Auf dem mittleren, basalen Teil eines jeden Fruchtblattes erheben sich kleine Wülste. Dies sind die ersten Ansätze zu den Samenknospen. Mit dem Heranwachsen der Fruchtblätter wird die Ovarialhöhle geräumiger. Auch die Samenknospen nehmen an Größe rasch zu und lassen schon sehr frühzeitig eine Krümmung nach der Fruchtknotenwand hin erkennen (Fig. 7 A und B).

## Der Ursprung der Makrospore.

Die erste Differenzierung im Nuzellusgewebe zeigen bei allen untersuchten Arten der Gattung *Populus* Blüten vom September. Der obere Teil einer Samenknospe auf diesem Stadium ist in Fig. 2, Tfl. X dargestellt. In der Scheitelregion des Nuzellus ist

bereits das deutlich differenzierte Archespor erkennbar. Es ist bei *P. canadensis* und *P. tremula* immer mehrzellig und besteht meistens aus 3, häufig auch aus 4, 5 oder 6 Zellen. Sind es drei Zellen, so gehören in der Regel zwei davon der subepidermalen Zellage an, während die dritte Zelle sich nach innen direkt anschließt. Stets liegt das Archespor im Scheitelpunkt des Nuzellus und wird infolge der Anatropie dem zugehörigen Fruchtblatt zugekehrt. Bei *P. alba* wurde zum Unterschied von den übrigen untersuchten Arten immer nur eine einzige Archesporzelle beobachtet, welche stets der subepidermalen Zellage angehörte (Fig. 8 A). Allerdings wurde bei *P. alba*, wo sich große technische Schwierigkeiten entgegenstellten, nur wenig Material untersucht, das außerdem nur einem einzigen Baum entnommen war.

Was die Archesporzellen vor den übrigen Zellen des Nuzellus charakterisiert, ist ihre beträchtlichere Größe, ihre intensivere Färbung sowie die auffallende Größe ihrer Kerne und Nukleolen. Die Kerne sind rund bis oval und enthalten reichlich Chromatin, das in Form zahlreicher Körnchen in der äußeren Zone verteilt ist. Die Abgrenzung des Archespors gegen das übrige Nuzellargewebe ist keineswegs immer scharf. Es können in bezug auf Plasmareichtum, Zell- und Kerngröße allmähliche Übergänge vorhanden sein. Dies zeigt z. B. Fig. 3, Tfl. X, wo außer der Farbspeicherung die Größe der Zellen und Kerne der dem Archespor benachbarten Zellen es zweifelhaft machen, wofür man diese halten soll. Immer aber ist es ein zusammenhängender subepidermaler Zellkomplex, der sich im allgemeinen deutlich vom übrigen Gewebe abhebt.

In diesem Zustand scheint das Archespor eine lange Ruheperiode durchzumachen. An Samenknospen vom November zeigte sich noch nicht der geringste Fortschritt. Solche vom Dezember waren dagegen in der Entwicklung schon einen Schritt weiter gegangen. Hier ist zu bemerken, daß sich in dieser Zeit ausnahmsweise sehr gelinde Witterung einstellte, ein Umstand, der jedenfalls die Bedingung war für den verfrühten Fortschritt, während doch anzunehmen ist, daß bei normaler Entwicklung das Ruhestadium bis zum zeitigen Frühjahr anhält. Die schon erwähnte Fig. 3, Tfl. X zeigt eine Samenknospe vom 7. Dezember. Hier haben sich die beiden Archesporzellen, die der subepidermalen Zellschicht angehören, bereits durch perikline Wände geteilt. Fig. 4, Tfl. X zeigt den nämlichen Zustand für *P. tremula* aus derselben Zeit. Wo ein mehrzelliges Archespor vorhanden ist wie bei *P. canadensis* und *tremula*, sind es in der Regel zwei Archesporzellen, die sich weiter entwickeln. Die nach dem Innern des Nuzellus zu gelegene sporogene Zelle dagegen bleibt meistens ungeteilt und nimmt gewöhnlich den Raum an der Basis des fertigen Embryosacks ein. Wenn sich eine subepidermal gelegene Archesporzelle teilt, so entstehen eine Schichtzelle und eine sporogene Zelle. Diese sporogene Zelle liefert später nach einer einmaligen Teilung den Embryosack; sie ist also die Embryosackmutterzelle. Schichtzelle und sporogene Zelle weichen anfänglich in ihrer Größe kaum voneinander ab, werden aber bald insofern

verschieden, als die Schichtzelle hinter der sporogenen Zelle in der Größenzunahme beträchtlich zurückbleibt. Die Schichtzelle liefert ein mehrschichtiges Tapetum, während ihre Schwesterzelle zunächst in Ruhe verharrt, bald aber bedeutend wächst, sich durch eine perikline Wand teilt und später den Embryosack liefert. Bis zu diesem Stadium besitzen gewöhnlich zwei, in selteneren Fällen mehrere Archesporzellen die Fähigkeit, zur Embryosackmutterzelle zu werden. Sobald die Archesporzellen aber je eine Tapetenzelle abgegeben haben, bleibt die Fähigkeit der Weiterentwicklung nur einer einzigen sporogenen Zelle erhalten (Fig. 4, Tfl. X). Diese nimmt an Größe beträchtlich zu und färbt sich viel intensiver als ihre zurückgebliebene Rivalin. Ebenso erreicht ihr Kern eine ganz bedeutende Größe und zeichnet sich

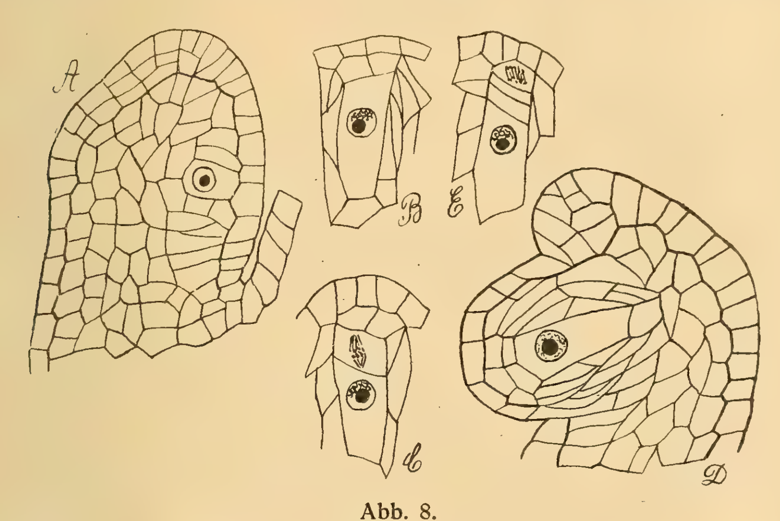



**Abb. 8.**

*A:* Längsschnitt durch eine Samenanlage von *P. alba* (September). *B:* Oberer Teil der Samenknospe aus einem Längsschnitt von *P. tremula* (Januar). *C:* Desgl. wie B. *D:* Längsschnitt durch eine Samenanlage von *P. tremula* vom Januar, den charakteristischen Verlauf der Zellwände im Nuzellus zeigend. *E:* Oberer Teil der Samenknospe aus einem Längsschnitt von *P. tremula* (Januar).

durch einen großen Nukleolus und reichlichen Chromatinbestand aus. Die Schichtzelle teilt sich sehr bald durch eine perikline Wand in zwei schmale, rechteckige Tochterzellen, die ihre Breitseiten der sporogenen Zelle zukehren. Ihre Kerne unterscheiden sich in nichts mehr von denjenigen der gewöhnlichen Nuzellarzellen. Nur die Tinktionsfähigkeit des Zellinhaltes ist noch sehr stark, was auf den immer noch großen Plasmareichtum der Deckzellen schließen läßt. Die äußere der beiden Tapetenzellen teilt sich stets durch eine antikline Wand in zwei gleich große Tochterzellen (Fig. 8 B). Bis dahin ist das Verhalten des Tapetums bei den untersuchten Arten einheitlich. Die innere der beiden Tapetenzellen verhält sich in ihrer Weiterentwicklung innerhalb der einzelnen Art so verschieden, daß sich ein typischer Entwicklungsgang nicht feststellen läßt. Das Vorhandensein von Kernteilungs-

figuren innerhalb des Tapetums war insofern sehr günstig, als man aus ihrer Orientierung und Zeitfolge auf die Entstehungsweise der Zellen schließen konnte. Wie in Fig. 8 C dargestellt ist, teilt sich die innere Tapetenzelle durch eine perikline Wand, seltener durch eine antikline Wand wie in Fig. 8 D. In letzterem Fall gehen die Teilungen über den 2-schichtigen Zustand des Tapetums nicht hinaus. In den meisten Fällen aber erreicht das Tapetum eine Mächtigkeit von 3 und 4 Schichten, indem sich die Teilungen durch perikline Wände nach innen zu fortsetzen. Hierauf entstehen, wie anfänglich in der äußeren, in allen übrigen Tapetenzellen antikline Wände, so daß das Tapetum 2-reihig wird. Darin unterscheidet sich die Gattung *Populus* von ihrer Schwester-

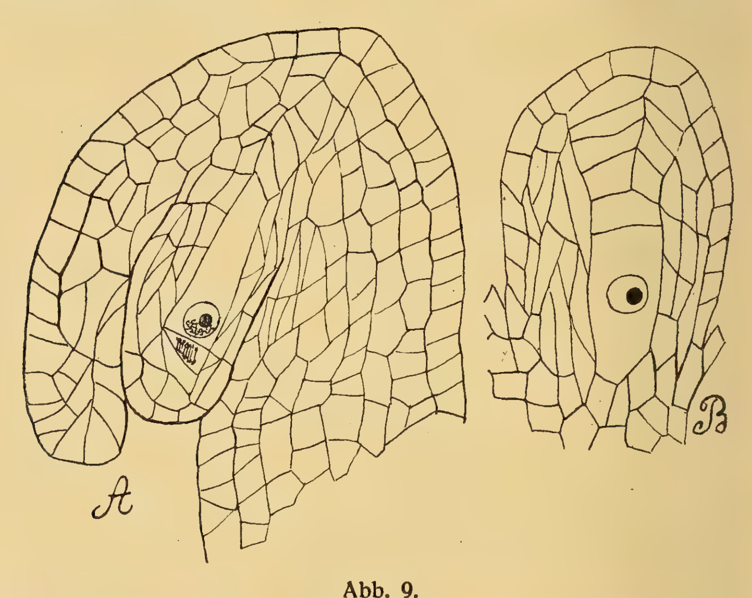



**Abb. 9.**
***A:*** **Längsschnitt durch eine Samenanlage von *P. tremula* (Ende Januar).**
***B:*** **Desgl. wie A, aber nach dem ersten Schritt der Reduktionsteilung.**

gattung *Salix*, wo das Tapetum immer nur 1-reihig ist. Fälle, wo die primäre Tapetenzelle überhaupt nicht in Teilung ging, wurden nicht beobachtet.

Durch die Vermehrung der Tapetenzellen wird die Embryosackmutterzelle immer tiefer in den Nuzellus verlagert. Sie vergrößert sich beträchtlich, besonders in der Richtung der Längsachse des Nuzellus, so daß sie einem stark in die Länge gestreckten Prisma gleicht, das gewöhnlich an dem der Chalaza zugekehrten Ende einseitig abgeschrägt ist (Fig. 9 A). Durch das Wachstum der Embryosackmutterzelle in einer Richtung wird ein Zug auf alle übrigen Nuzellarzellen ausgeübt, der sich bis an die Epidermis fortpflanzt. Sämtliche Nuzellarzellen, ausgenommen diejenigen Epidermiszellen, die sich am Scheitel des Nuzellus befinden, werden stark in die Länge gestreckt. Infolgedessen wird der Nu-

zellus lang und schmal, und der Verlauf seiner Zellwände läßt deutlich die Zugwirkung erkennen (Fig. 8 D und 9 A). Die Vermehrung des Plasmas scheint mit der Volumenvergrößerung der Embryosackmutterzelle nicht gleichen Schritt zu halten. Denn das Plasma erfüllt zwar noch in gleichmäßiger Verteilung die Zelle vollständig, hebt sich aber durch intensivere Tinktion kaum noch vom übrigen Gewebe ab.

Der Kern der Embryosackmutterzelle ist von kugelrunder Form und liegt stets an dem der Mikropyle zugewandten Ende der Zelle (Fig. 8 und 9). Er zeichnet sich aus durch reichlichen Chromatinbestand und einen großen Nukleolus. Nur in wenigen Fällen wurden zwei Nukleolen beobachtet. Im ruhenden Kern ist das Chromatin in Form zahlreicher kleiner Körnchen auf das Fadengerüst verteilt. In Samenknospen vom 31. Januar war bereits das Synapsisstadium anzutreffen (Fig. 8 B, C, E und 9 A). Charakteristisch für *P. tremula* ist, daß der Fadenknäuel immer in derjenigen Kernhälfte liegt, die der Mikropyle zugewandt ist. Der übrige Teil des Kerns, außer dem Nukleolus, ist ungefärbt. Die einzelnen Chromatinelemente sind immer noch deutlich unterscheidbar, indem der Fadenknäuel ein ziemlich verwirrtes Bündel darstellt, dessen einzelne Fadenabschnitte durch körnchenartige Anschwellungen gekennzeichnet sind. Nur an wenigen Stellen ragen kurze Fadenstückchen in den Kernraum hinein.

Das Stadium der Synapsis wurde sehr häufig vorgefunden, woraus zu schließen ist, daß es sehr lange anhält. Diakinese und Kernplattenstadium scheinen dagegen nur von sehr kurzer Dauer zu sein. Daß die Diakinese überhaupt nicht festgestellt werden konnte, mag mit der Kleinheit der Chromosomen zusammenhängen. Das Kernplattenstadium der Reduktionsteilung wurde bei *P. tremula* niemals, bei *P. canadensis* nur zweimal angetroffen. Einer dieser beiden Fälle ist in Fig. 5, Tfl. X dargestellt. Hier sehen wir eine Embryosackmutterzelle mit einer Kernteilungsfigur, die deutlich die Zeichen einer Reduktionsspindel trägt. Das Chromatin ist in vier klumpigen Portionen in der Äquatorialplatte angeordnet. Diese vier Chromatinkörper zeigen eine große Regelmäßigkeit in Gestalt und Größe und sind von ansehnlicher Masse. Es sind dies die vier Gemini, deren Einzelelemente so innig vereinigt sind, daß sie als solche nicht ohne weiteres erkennbar sind. Die haploide Chromosomenzahl würde also 4 betragen. Bestätigt wird diese Auffassung durch genaue Chromosomenzählungen, die ich an diploiden Kernen vorgenommen habe. Als sehr geeignet hierfür erwiesen sich nämlich die Epidermiszellen des Funikulus und der Plazenta, aus denen später jene langen, einzelligen Härchen entstehen, die die heranreifende Frucht vollständig erfüllen. Schon im Ruhezustand zeichnen sich diese Zellen vor allen übrigen durch intensivere Färbung ihres Plasmas, sowie durch die auffallende Größe ihrer Zellkerne aus. Die Zeichnungen 7 und 8, Tfl. X stellen solche Haarzellen dar, wo gerade der Kern in Teilung begriffen ist. An der Kernspindel der Fig. 7, Tfl. X

konnten insgesamt 16 Chromatinelemente festgestellt werden, die gerade im Begriff waren, den beiden Polen zuzuwandern, so daß also jedem der beiden Tochterkerne 8 Chromosomen zukommen würden. Dieselbe Zahl 8 wurde in noch einigen Fällen für die diploide Chromosomenzahl gefunden, wodurch die Beobachtungen bei der Reduktionsteilung, welche die haploide Zahl 4 ergeben hatten, bestätigt werden. In Fig. 8, Tfl. X, wo die Wandbildung der Tochterkerne bereits vollzogen ist, fallen innerhalb der Kerne außer dem an seiner Größe kenntlichen Nukleolus noch 8 kugelrunde, intensiv gefärbte Chromatinmassen auf, die in ihrer Größe voneinander stark verschieden sind. Merkwürdig ist, daß die Größenverhältnisse in beiden Tochterkernen dieselben sind, indem jedesmal 3 der Chromatinelemente die 5 übrigen durch ihre Größe um das Mehrfache übertreffen. In dem in der Zeichnung (Fig. 8, Tfl. X) zu oberst gelegenen Tochterkern ist das eine der 3 großen Chromatinkörner dem Nukleolus dicht angelagert und deshalb weniger deutlich sichtbar. Der untere Tochterkern zeigt nur 7 Chromatinmassen, indem jedenfalls ein kleines Korn durch den Nukleolus verdeckt wird.

Diese Eigentümlichkeit des Chromatins, unmittelbar nach vollzogener Kernteilung die Form von acht kugeligen, verschieden großen Gebilden anzunehmen, wurde außer dem beschriebenen Fall noch mehrfach beobachtet. Ferner sind die Epidermiszellen des Funikulus und der Plazenta dadurch beachtenswert, daß im Cytoplasma während der Kernteilungsvorgänge dunkel gefärbte, rundliche Körnchen auftauchen, die den Chromatinelementen der Kernspindel in Form und Größe nahezu gleich sind. Dieselben Körnchen treten in den Embryosackmutterzellen während der Reduktionsteilung auf. Sie sind stets auf das ganze Zellplasma verteilt, und ihre Zahl ist schwer festzustellen. Sobald die Wände der Tochterkerne gebildet werden, verschwinden sie spurlos (Fig. 8, Tfl. X). Es ist deshalb anzunehmen, daß sie mit dem Inhalt des Zellkerns in irgendwelcher Beziehung stehen.

Kehren wir nun zurück zu Fig. 5, Tfl. X. Die schräge Orientierung der Kernspindel zur Längsachse der Embryosackmutterzelle, wie es in vorliegender Figur zur Darstellung kommt, ist nicht das Typische. Vielmehr zeigen alle Stadien, wo der Teilungsschritt bereits vollzogen ist, daß die neue Zellwand senkrecht zur Längsachse der Embryosackmutterzelle angelegt ist. Demzufolge ist anzunehmen, daß die Reduktionsspindel im allgemeinen in der Längsachse liegt, was durch den zweiten bei *P. canadensis* beobachteten Fall bestätigt wird. Diese zweite Reduktionsspindel, die ich bei *P. canadensis* beobachtet habe, stellt einen kleinen Fortschritt dar gegenüber der in Fig. 5, Tfl. X dargestellten. Obwohl die Chromosomen nicht so scharf markiert sind und ihre Zahl in diesem Falle nicht festgestellt werden konnte, ist doch zu erkennen, daß sich die Einzelelemente bereits voneinander getrennt haben und im Begriff sind, nach den Polen zu wandern. Schätzungsweise beträgt ihre Zahl insgesamt ungefähr 8. Hier

sowohl wie bei der in Fig. 5, Tfl. X dargestellten Teilung fallen außer der Kernspindel Chromatinkörperchen auf, die unregelmäßig im Plasma der Embryosackmutterzelle zerstreut sind.

Ein bemerkenswerter Fall einer Reduktionsteilung wurde ferner bei *P. tremula* gefunden, wovon das Material am 31. Januar fixiert worden war (Fig. 6, Tfl. X). Die Teilung ist bereits bis zur Anaphase fortgeschritten und zeigt noch die Spindelfäden, die sich parallel zur Längsachse der Embryosackmutterzelle erstrecken. An jedem Pol befinden sich 8 Chromosomen, die eine gedrungene, ovale Form haben und paarweise zusammenliegen, so daß an jedem Pol 4 solcher Paare zu unterscheiden sind. Sowohl in bezug auf Form und Größe der Einzelelemente als auch auf ihre Lagebeziehung zueinander herrscht zwischen den beiden Gruppen der Spindelpole spiegelbildliche Gleichheit. Schon diese Tatsache scheint darauf hinzuweisen, daß je zwei einander gegenüber liegende Chromosomenpaare, zusammen also 4 Einzelelemente, in dem Kernplattenstadium zu einem Geminus vereinigt waren. Wir hätten also in jedem Chromosomenpaar die beiden Spaltungshälften eines Chromosoms vor uns, die erst im folgenden homöotypischen Teilungsschritt einander verlassen. Die Äquatorialplatte der Reduktionsspindel muß also wiederum wie bei *P. canadensis* aus 4 Gemini bestanden haben, woraus 8 Chromosomen hervorgingen, deren 16 Längshälften bereits am Ende des ersten Teilungsschrittes in ihrem Verband deutlich gelockert sind. — Daß es sich bei der Reduktionsteilung tatsächlich um 4 Gemini bzw. 8 Chromosomen handelt, beweist Fig. 9, Tfl. X, die ebenfalls von *P. tremula* genommen ist und die Anaphase des zweiten, homöotypischen Teilungsschrittes der Reduktionsteilung darstellt. Die beiden zur Darstellung gebrachten Zellen sind Schwesterzellen, welche aus der Embryosackmutterzelle hervorgegangen sind. Zwischen den beiden Schwesterzellen hat sich nach dem ersten Teilungsschritt sofort eine deutliche Zellwand gebildet.

Fig. 9 B stellt ein Stadium zwischen dem ersten und zweiten Teilungsschritt der Reduktionsteilung dar. Wir sehen hier, daß die obere der beiden Schwesterzellen bedeutend kleiner ist als die untere. Auch in bezug auf Größe des Kerns und dessen Chromatinbestand wird die obere Zelle von der unteren weit übertroffen. Die Vergrößerung der geförderten Zelle geschieht auf Kosten ihrer Schwesterzelle, die nicht zur Teilung gelangt und sehr bald Degenerationserscheinungen zeigt. Wie schon erwähnt, stellt Fig. 9, Tfl. X einen Fall dar, wo der erste Schritt der Reduktionsteilung vollzogen und der zweite bereits bis zur Anaphase vorgeschritten ist. Die obere Zelle ist schon etwas zusammengedrückt, und ihr Kern beginnt zu degenerieren, indem er stark getrübt ist. Wie aus der Beobachtung späterer Zustände hervorgeht, teilt sich die untere geförderte Zelle nicht weiter, sondern wird direkt zum Embryosack. Der zweite Teilungsschritt der Tetradenbildung ist demnach unterdrückt. Abweichungen von diesem Verhalten wurden bei *P. tremula* nicht beobachtet.

Der Keimungsprozeß der Makrospore beginnt also mit dem zweiten, homöotypischen Teilungsschritt der Reduktionsteilung. Die Teilungsfigur liegt wieder parallel zur Längsachse des Embryosacks. An jedem Spindelpol liegen 4 Chromosomen von gleicher Größe und Form. Sie sind kugelrund bis oval (Fig. 9, Tfl. X). Die haploide Zahl der Chromosomen beträgt also 4, was die oben erwähnten Beobachtungen bestätigt. Außer der Kernteilungsfigur fallen im Cytoplasma wiederum stark tingierte rundliche Körnchen auf, worauf bereits hingewiesen wurde. Das Cytoplasma des Embryosacks zeigt auf diesem Stadium nicht mehr die homogene, dichte Beschaffenheit, wie es für die Embryosackmutterzelle charakteristisch war, sondern es zeichnet sich durch zahlreiche kleine Vakuolen aus. Während des ersten Teilungsschrittes im Embryosack treten ober- und unterhalb der mitotischen Figur größere Vakuolen auf, die sich nach Abschluß der Kernteilung zwischen den beiden Schwesterkernen zu einer großen Vakuole konzentrieren (Fig. 10 und 11, Tfl. X). Dadurch wird der Protoplast bereits auf dem 2-kernigen Stadium in zwei polare Hälften zerlegt, die nur noch durch die Wand des Plasmaschlauches an den Seitenwänden des Embryosacks in Verbindung stehen. Jede polare Plasma-Ansammlung enthält einen Kern. Die Polarität des Embryosacks ist demnach schon im 2-kernigen Zustand durchgeführt. Die beiden Kerne sind kugelrund, von gleicher Größe und gleichem Chromatinbestand, der in Form kleiner Körnchen an der Kernwand verteilt ist. In Fig. 10, Tfl. X sind die Tochterkerne schon vollständig in das Ruhestadium übergegangen, während noch Reste der Spindelfasern vorhanden sind.

Die Degeneration der Schwesterzelle des Embryosacks ist noch weiter fortgeschritten und greift sehr bald auf die nächstliegenden Tapetenzellen über, indem diese schrumpfen, ihr Inhalt sich trübt und die Zellwände schwinden. Zweifellos handelt es sich um Resorption durch den schnell heranwachsenden Embryosack. Mit der weiteren Entwicklung des Embryosacks greift die Resorption der Nuzellarzellen ebenfalls immer mehr um sich. Der ganze Keimungsprozeß der Makrospore spielt sich in einem Zeitraum von ungefähr 8 Tagen ab. Trotz eifrigen Suchens gelang es nicht, weitere mitotische Figuren im Embryosack zu finden. Aber aus den gegenseitigen Lagebeziehungen der Kerne läßt sich auch ein Schluß auf die Richtung der Kernspindeln ziehen. Fig. 12, Tfl. X stellt einen Nuzellus dar, dessen Embryosack sich beträchtlich vergrößert hat und 4 Kerne besitzt, die zu zwei Paaren an die beiden Pole verteilt sind. Die untere Teilungsfigur scheint parallel zur Längsachse des Embryosacks, die obere dagegen etwas schräg dazu orientiert gewesen zu sein. In bezug auf Größe und Form bestehen unter den 4 Kernen keinerlei Unterschiede. Die beiden Plasmapartien an den Polen des Embryosacks stehen immer noch an den seitlichen Wänden durch einen dünnen Belag in Verbindung. Zwischen den beiden Plasma-Ansammlungen befindet sich eine Vakuole, die sich im selben Verhältnis vergrößert, wie der Embryosack wächst. Indem sich derselbe immer mehr in die Länge streckt,

kommt das antipodiale Ende allmählich tief in den Nuzellus zu liegen. Eine Zerstörung von Nuzellarzellen findet hier nicht statt. Dagegen werden diejenigen Zellen, die dem oberen Teil des Embryosacks benachbart sind, inhaltsarm, ihre Wände schwinden und die Kerne degenerieren. Diese Degenerationserscheinungen erstrecken sich auf eine gewisse Entfernung vom Embryosack, so daß bereits während des 4-Kernstadiums der Nuzellus nur noch zwei Schichten lebenskräftiger, protoplasmareicher Zellen enthält, was im Präparat durch deren dunklere Färbung zum Ausdruck kommt. Das 4-Kernstadium wurde nur zweimal angetroffen, was im Verhältnis zu der großen Anzahl der daraufhin geprüften Samenknospen bedeutet, daß das 4-kernige Stadium nur ganz kurze Zeit anhält und der nächste Teilungsschritt sehr bald einsetzt. Dieser scheint sich ebenfalls sehr schnell zu vollziehen, da keine Kernteilungsfiguren angetroffen wurden. Auch der untere Polkern scheint die Antipodengruppe sehr schnell zu verlassen, was aus der Tatsache zu schließen ist, daß niemals ein Stadium gefunden wurde, wo die 8 Kerne zu zwei Vierergruppen vereinigt waren. Nicht selten wurde dagegen der Fall vorgefunden, wo die 4 Kerne am Mikropylarende noch zusammen lagen, während sich der untere Polkern bereits der Mitte des Embryosacks näherte. Die Kernteilungen am chalazalen und mikropylaren Pol des Embryosacks scheinen jedesmal gleichzeitig stattzufinden, denn es wurden niemals Fälle beobachtet, die berechtigen würden, auf das Gegenteil zu schließen. Fig. 13, Tfl. X stellt das mikropylare Ende eines Embryosacks dar, der nicht parallel zu seiner Längsachse, sondern etwas schräg dazu geschnitten ist, so daß die Antipodengruppe in diesem Schnitt nicht getroffen wurde. Wie aus der Zeichnung hervorgeht, haben wir nicht den Zustand unmittelbar nach der Kernteilung vor uns, sondern der Entwicklungsprozeß ist insofern schon weiter fortgeschritten, als auch die Zellteilungen schon vollständig durchgeführt sind. Besondere Membranen zwischen den einzelnen Zellen sind nicht zu erkennen. Die 4 Zellen sind deutlich gegeneinander abgegrenzt, und ihre Protoplasten haben eine ganz bestimmte Form angenommen. Eine von den beiden mittleren Zellen ist im Schnitt tiefer gelegen und deshalb nur konturiert angedeutet. Die Protoplasten sind ziemlich dicht und zeigen nur kleine Vakuolen; nach außen hin sind sie durch eine dünne Plasmahaut abgeschlossen. Typisch ist die Form dieser 4 Zellen. Die beiden in der Zeichnungsebene zu oberst gelegenen Zellen sind in der Regel halbmondförmig. In ihrem mittleren Teil, wo gewöhnlich der Kern liegt, sind sie stark vorgewölbt. Nach den Seiten hin sind sie sichelförmig zugespitzt und stehen daselbst durch Plasmastränge mit dem chalazalen Ende des Embryosacks in Verbindung. Die beiden übrigen Zellen sind nach dem Innern des Embryosackes hin nur auf einer Seite zugespitzt, und indem diese ebenfalls ihre Fortsetzung in Plasmasträngen finden, ist trotz der scharfen Abgrenzung zwischen den einzelnen Zellen eine indirekte Verbindung durch Plasmabänder nach dem antipodialen Ende hin hergestellt. In Fig. 13, Tfl. X

zeigen die beiden zuletzt erwähnten Zellen keine Plasmafortsätze, was daher kommt, daß diese nicht in die Schnittebene gefallen sind. Zahlreiche andere Fälle aber zeigen, daß stets eine Verbindung zwischen den beiden Polen des Embryosacks besteht. Aus den Lagebeziehungen der 4 Zellen zueinander sowie aus ihrer paarweisen Formengleichheit ist wohl anzunehmen, daß die beiden seitlichen und die beiden mittleren je ein Schwesternpaar bilden. Die Achsen der beiden Kernteilungsfiguren müssen sich also in verschiedener Höhe ungefähr rechtwinklig gekreuzt haben. Es wären demnach die beiden nach der Mikropyle zu gelegenen Zellen den Synergiden gleichzusetzen, während die beiden übrigen der Eizelle und dem oberen Polkern entsprächen. Diese Annahme wird bestätigt, wenn wir spätere Stadien des Embryosacks, wo Synergiden und Eizelle deutlich zu erkennen sind, damit vergleichen. So zeigt Fig. 14, Tfl. X, daß die beiden Synergiden dem mikropylaren Pol am nächsten liegen, unter sich vollständig getrennt sind und durch Plasmabrücken mit dem Rest des Embryosacks in Verbindung stehen. Die Plasmabänder gehen nur von je e i n e m Ende der Synergide aus, was ganz dem Verhalten in Fig. 13, Tfl. X entspricht. Es ist also mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, daß die beiden Synergiden einerseits, Eizelle und oberer Polkern andererseits je ein Schwesternpaar vorstellen.

Die Kerne der Synergiden haben verhältnismäßig große Nukleolen und stimmen im allgemeinen auch in der Größe überein. Die Antipodenkerne dagegen sind auf dieser Entwicklungsstufe viel kleiner. Ferner sind zu dieser Zeit die Antipodenzellen noch nicht gegeneinander abgegrenzt, sondern die vier Kerne liegen noch frei im gemeinsamen Plasma. Dieses unterscheidet sich von demjenigen am entgegengesetzten Pol dadurch, daß es zahlreichere, größere Vakuolen enthält und sich nicht so intensiv färbt wie jenes. Die beiden Viererkomplexe stehen noch durch Plasmastränge in inniger Verbindung, scheint doch die Ernährung in diesem 8-kernigen Zustand hauptsächlich auf dem Wege über die Antipoden vor sich zu gehen.

In dem Nuzellus hat sich während des Keimungsprozesses der Makrospore ein Gewebestrang differenziert, der bis zur Chalaza führt. Daselbst sind die Zellen im Gegensatz zu dem übrigen Gewebe der Samenknospe reichlich mit Inhalt erfüllt, was durch stärkere Tinktion zum Ausdruck kommt. Dieses inhaltsreiche chalazale Gewebe findet seine Fortsetzung in den protoplasmareichen Zellen des Nuzellus, die den Embryosack wie eine Scheide umschließen. Der Embryosack ist mittlerweile stark herangewachsen. Die Zellen des Nuzellusscheitels sind vollständig aufgezehrt. Indem der Embryosack an seinem mikropylaren Ende sehr stark wächst, wird der Nuzellus schließlich durchbrochen, und der Embryosack schiebt sich mit dem Eiapparat in die Mikropyle hinein (Fig. 24, Tfl. XI). Das antipodiale Ende ist indessen weder in die Länge noch in die Breite gewachsen. Es sind nämlich weder kollabierte Zellen noch sonstige Anzeichen an dieser Stelle des Nuzellus vorhanden, die darauf schließen

ließen, daß der Embryosack tiefer eingedrungen wäre. Hingegen hat er sich an seinem mikropylaren Pol auch seitlich stark ausgedehnt. Das Nuzellusgewebe gleicht schließlich einer Tasche, deren Wand aus zwei Schichten inhaltsreicher Zellen besteht, und worin der Embryosack steckt, der mit seinem wachsenden Teil herausragt und in die Mikropyle vordringt.

Die beiden Viererkomplexe des 8-kernigen Embryosacks lockern sich sehr bald, indem der untere Polkern, der sich schon frühzeitig durch seine beträchtlichere Größe von den Antipodenkernen unterscheidet, sehr bald nach der Mitte des Embryosacks hinwandert. Von der entgegengesetzten Seite wandert ihm hierauf der obere Polkern entgegen. Häufig wurde der Zustand angetroffen, wo der untere Polkern bereits die Mitte des Embryosacks erreicht hat, während sich der obere noch in seiner ursprünglichen Lage befindet. Auch die Eizelle verläßt ihren ursprünglichen Platz, indem sie auf reiferen Stadien stets in einiger Entfernung von den Synergiden, in der Nachbarschaft des oberen Polkerns zu finden ist. Die Verschmelzung der beiden Polkerne wurde in mehreren Fällen beobachtet. Sie findet stets unweit der Mitte des Embryosacks in der der Mikropyle zugekehrten Hälfte statt. Fig. 15, Tfl. X stellt den Augenblick dar, wo sich die beiden Polkerne vereinigen. Die Kerne haben sich aneinander gelegt, ihre Membranen an den Berührungsstellen sind beiderseits aufgelöst, so daß die Inhalte zusammenfließen können. Die beiden Nukleolen sind noch nicht miteinander verschmolzen. Dieser Prozeß spielt sich immer in der unmittelbaren Nähe der Eizelle ab, die durch Plasmastränge mit dem Plasma der Polkerne in Verbindung steht. Auffallend groß sind die Nukleolen der Polkerne. Das Chromatin tritt wie bei den übrigen Kernen des Embryosacks in diesem Zustand wenig hervor und ist am Rande der Kernbläschen verteilt.

Während die Verschmelzung der beiden Polkerne vor sich geht, bilden sich die Antipoden vollständig aus.

Fig. 23, Tfl. XI stellt einen Embryosack dar, wo sich die Verschmelzung der Polkerne und die Abgrenzung der Antipodenzellen gerade vollzogen haben. Fig. 16, Tfl. X stellt die Antipoden bei stärkerer Vergrößerung dar. In dem schmalen Ende des Embryosackes haben sich die Antipoden nebeneinander angeordnet, und sie scheinen in keinerlei direkter Verbindung miteinander zu stehen. Ihre Zellwände heben sich deutlich vom Zellinhalt ab und sind viel stärker als die dünnen Plasmahäute der Synergiden und der Eizelle. Charakteristisch ist die Form der Antipodenzellen. Wie auf langen Stielen ragen sie in den Embryosack hinein. An ihrem äußersten Ende erscheinen sie blasenartig aufgetrieben. In diesem erweiterten Teil liegt der Kern, in dessen Nähe gewöhnlich eine oder mehrere Vakuolen anzutreffen sind. Da die drei Antipodenzellen von verschiedener Größe und auf gemeinsamer Basis angeordnet sind, überragen sie sich stufenweise. Wie die einzelnen Zellen in bezug auf Größe sich verhalten, genau

so ist das Verhältnis der Kerne zueinander. Die größte der drei Antipoden hat auch stets den größten Kern mit dem größten Nukleolus.

Mittlerweile hat auch der Eiapparat seine charakteristische Form angenommen. Fig. 14, Tfl. X zeigt den Eiapparat und den sekundären Embryosackkern von *P. tremula.* Der sekundäre Embryosackkern ist fast doppelt so groß als die übrigen Kerne des Embryosacks. Genau so verhalten sich die Nukleolen. Der Nukleolus des sekundären Embryosackkerns, der durch Verschmelzung zweier Nukleolen entstanden ist, hat vollständig kugelrunde Form angenommen. Er übertrifft die Nukleolen der übrigen Kerne um mehr als das doppelte. Der Umriß des sekundären Embryosackkerns ist stets oval und gewöhnlich in der Mitte etwas eingedrückt, die einzige Spur, die von der Verschmelzung übriggeblieben ist. Der Chromatinbestand ist im Verhältnis zur Kerngröße gering und befindet sich in Form kleiner Körnchen in der Nähe der Kernmembran. Der sekundäre Embryosackkern befindet sich innerhalb einer dichten Plasmazone, die aber keine scharfe Abgrenzung hat und zahlreiche Plasmafortsätze in die Umgebung entsendet. Der schärfere Umriß, wie ihn das 8-Kernstadium unmittelbar nach dem dritten Teilungsschritt von den 4 Zellen am Mikropylarende aufwies, ist von dem oberen Polkern nicht auf den sekundären Embryosackkern übergegangen, ist vielmehr durch die Wanderung und Verschmelzung der Polkerne verwischt worden. Die Eizelle dagegen hat ihre halbmondförmige Gestalt behalten, woran sie immer leicht zu erkennen ist. Von den beiden Spitzen des Halbmondes führen Plasmaverbindungen nach den Synergiden, sowie nach dem Protoplasten des sekundären Embryosackkerns. Das Plasma der Eizelle ist tief gefärbt und enthält gewöhnlich eine Vakuole. Der Eikern ist in der Regel kugelrund und steht in bezug auf Größe zwischen dem sekundären Embryosackkern einerseits und den Synergidenkernen andererseits. Ebenso verhält sich sein Nukleolus. Dagegen ist das Chromatin im Eikern reichlicher als sonst vorhanden. Die Synergiden behalten ihre ursprüngliche Lage am Embryosackende bei und bleiben unter sich getrennt, so daß zwischen beiden stets ein schmaler Spalt vorhanden ist. Die Kerne der Synergiden sind kugelrund und stimmen, wie in jüngeren Stadien, so auch im reifen Zustand im allgemeinen in der Größe überein. Sie sind etwas kleiner als der Eikern, aber immerhin noch beträchtlich größer als die Kerne der ausgebildeten Antipoden. Die Synergiden sind stets in der Richtung der Längsachse des Embryosacks gestreckt und an ihrem mikropylaren Ende etwas zugespitzt. Während der reife Embryosack der Befruchtung harrt, scheinen die beiden Synergiden eine ganz charakteristische Form anzunehmen. Fig. 18 a und b auf Tfl. X stellt einen Eiapparat dar, wo gerade der Pollenschlauch eingedrungen ist. Die Synergiden haben sich inzwischen noch schärfer zugespitzt und besitzen auf ihrer Außenseite eine taschenartige Vertiefung. Obwohl dieses Merkmal noch häufiger angetroffen wurde, ist es nicht aus-

geschlossen, daß man es hier mit einer Degenerationserscheinung zu tun hat. An ihrem breiteren Ende besitzen die Synergiden gewöhnlich eine größere Vakuole. An den Seiten dieser Vakuole setzt sich das Plasma in Strängen fort, welche die Synergiden mit der Eizelle und dem sekundären Embryosackkern verbinden. Die Synergiden sind wie die Eizelle zwar scharf umrissen und von bestimmter Gestalt, sind aber von keiner sich so deutlich abhebenden Membran begrenzt wie die Antipoden. Die Protoplasmamasse, in welcher der sekundäre Embryosackkern liegt, ist ganz ohne bestimmte Kontur.

Die Antipoden sind nur von sehr kurzer Dauer. Sie wurden trotz zahlreicher Untersuchungen in nur wenigen Fällen beobachtet. Während der Vereinigung der beiden Polkerne umgeben sich die drei Antipodenzellen mit je einer Membran, und damit wird die direkte plasmatische Verbindung mit dem Eiapparat unterbunden. Wie an den Schnittserien festgestellt werden konnte, tritt währenddessen der Plasmaschlauch von den Antipoden zurück. Ob derselbe in Form eines zarten Belages an der Wand des Embryosacks noch mit den Antipoden in Verbindung bleibt, oder ob der Eiapparat nunmehr vollständig isoliert ist, konnte nicht einwandfrei festgestellt werden. Jedenfalls aber sind die Antipoden für das Weiterbestehen des Eiapparates von sehr geringer Bedeutung, was sich darin äußert, daß sie sehr bald wieder restlos verschwinden, der Eiapparat aber trotzdem weiterbesteht und befruchtungsfähig bleibt. Die Ernährung des Embryosacks und später des jungen Embryo scheint also lediglich auf dem Wege über die Chalaza und die noch verbliebenen Nuzellarzellen, welche den Embryosack wie eine Scheide umfassen, vor sich zu gehen. Als Erläuterung hierzu diene Fig. 24, Tfl. XI, wo aber der Gefäßstrang, der vom Funikulus zur Chalaza führt, nicht dargestellt ist, da er im Schnitt nicht getroffen war.

## Einige Anomalieen in der Entwicklung der Makrospore.

Wir haben im vorigen Abschnitt gesehen, daß bei *P. tremula* und *P. canadensis* das Archespor mehrzellig ist und in der Regel in einer Samenknospe zwei Archesporzellen bis zur Bildung der Embryosackmutterzelle fortschreiten. Der weitere normale Verlauf ist nun der, daß sich nur e i n e der Embryosackmutterzellen zur Bildung des Embryosacks weiterentwickelt und dabei die nicht geförderten sporogenen Zellen verdrängt. Abweichungen von diesem normalen Verhalten sind bei beiden Arten ziemlich selten. Bei der Untersuchung von *P. tremula* fand ich im ganzen nur drei Fälle, wo sich zwei und einmal sogar drei Embryosackmutterzellen in e i n e r Samenknospe weiterentwickelten. Dieser letzte Fall ist in Fig. 1, Tfl. X dargestellt. Die drei sporogenen Zellen sind zu beträchtlicher Größe herangewachsen und unterscheiden sich außerdem von den übrigen Nuzellarzellen durch

stärkere Tinktion ihres Inhaltes und größere Nukleolen. Das Gewebe zwischen den sporogenen und den epidermalen Zellen ist als Tapetum zu betrachten. Die Reduktionsteilung ist bis zur Diakinese vorgeschritten, indem sich der einseitig zusammengeballte Fadenknäuel zu lockern beginnt und die Kernmembran schon völlig geschwunden ist. Die drei sporogenen Zellen befinden sich in demselben Stadium und haben ihrer Beschaffenheit nach gleiche Aussicht, je einen Embryosack zu liefern. Derselbe Entwicklungszustand, aber nur von zwei sporogenen Zellen in e i n e r Samenknospe wurde noch zweimal gefunden. Viel seltener scheint der Fall zu sein, daß mehrere befruchtungsfähige Embryosäcke in ein- und derselben Samenanlage vorkommen. Eine derartige Abweichung vom Normaltyp wurde nämlich niemals angetroffen.

Abweichungen etwas anderer Art ergaben die Untersuchungen von *P. canadensis*. Fig. 22, Tfl. XI zeigt eine Samenknospe mit zwei geförderten sporogenen Zellen, die offenbar Embryosackmutterzellen sind. Die eine davon liegt am Scheitel des Nuzellus. Sie ist zweifellos aus einer subepidermalen Archesporzelle hervorgegangen, die sich nach dem normalen Vorgang durch eine perikline Wand in eine primäre Tapetenzelle und eine sporogene Zelle geteilt hat. Aus der primären Tapetenzelle entstand das Tapetum, das hier zweischichtig ist und insgesamt aus vier Zellen besteht. Die sporogene Zelle hat sich hierauf durch eine perikline Wand in zwei Tochterzellen geteilt, wovon sich, abweichend vom normalen Verlauf die obere weiterentwickelt, während die untere degeneriert, was an der Trübung ihres Kerns und Plasmas bereits deutlich ersichtlich ist. Ob dieser Teilungsschritt der Reduktionsteilung angehörte, wie es bei der normalen Entwicklung zutrifft, läßt sich nicht feststellen. Wäre dies der Fall, so hätten wir es trotzdem hier mit einer abweichenden Form zu tun, indem die obere und nicht die untere der beiden sporogenen Zellen die geförderte ist. Nun ist aber in demselben Nuzellus außerdem noch eine sporogene Zelle vorhanden, die beträchtlich tiefer als erstere liegt. Vergegenwärtigen wir uns die Fig. 2 und 4, Tfl. X, so ist ohne weiteres klar, daß diese zweite Embryosackmutterzelle aus jener Archesporzelle hervorgegangen ist, die der subepidermalen Zellage nicht angehörte. In der Regel kommt diese Archesporzelle niemals zur Weiterentwicklung.

Wie Fig. 22, Tfl. XI zeigt, sind es drei Zellen, die in einer Reihe übereinander liegen und, wie aus dem Verlauf ihrer Wände zu schließen ist, aus einer Zelle hervorgegangen sind. Die mittlere der drei Zellen hat einen großen Kern mit großem Nukleolus und körnigem Chromatinbestand. Die Kerne der oberen und unteren Zelle sind degeneriert, und das Plasma ist zu einer strukturlosen Masse zusammengeballt. Die mittlere Zelle vergrößert sich auf Kosten ihrer beiden Nachbarzellen, die sich kappenartig an jene anschließen. Im übrigen macht der Nuzellus ganz den Eindruck eines normalen, indem die mittleren Gewebepartien durch die wachsende sporogene Zelle allmählich resorbiert werden und vollständig schwinden.

Zur Entstehung dieser drei Zellen aus einer Archesporzelle sind zwei Teilungsschritte notwendig gewesen. In welcher Reihenfolge dieselben aufeinander folgten, läßt sich an der Figur nicht bestimmen. Ebenso fraglich ist es, ob die geförderte Zelle direkt zum Embryosack geworden wäre oder vorher noch einen Teilungsschritt hätte machen müssen. Da die Untersuchung des Embryosacks bei *P. canadensis* nicht weiter fortgesetzt wurde, wurden auch keine fortgeschrittenen Stadien dieses abweichenden Verhaltens gefunden. Der soeben beschriebene Fall wurde noch zweimal angetroffen.

Eine weitere Abweichung vom normalen Verlauf, aber wieder anderer Art als die bis jetzt erwähnten Fälle, stellt Fig. 17, Tfl. X dar. Wir sehen dort ein 4-schichtiges Tapetum, wie es auch normalerweise häufig vorkommt, an welches sich, nach dem Innern des Nuzellus zu, drei übereinander liegende sporogene Zellen anschließen. Dieselben sind zweifellos aus einer Archesporzelle hervorgegangen, welche der subepidermalen Zellschicht angehörte. Daß die oberste der drei sporogenen Zellen nicht dem Tapetum angehört, ist deshalb sehr wahrscheinlich, weil das Tapetum auch in normalen Fällen sehr selten 5-schichtig wird. Da aber die Zellteilungen bereits vollzogen sind und ähnliche Fälle nicht mehr vorliegen, kann diese Frage mit Bestimmtheit nicht entschieden werden. Wäre obige Annahme richtig, so hätten wir es hier mit einer fast vollständigen Tetradenbildung zu tun. Denn die Bildung der drei sporogenen Zellen erfordert zwei Teilungsschritte. Ob bei der ersten Teilung die beiden oberen oder die beiden unteren Zellen entstanden sind, ist nicht zu entscheiden. Die oberste sporogene Zelle, die bereits in Degeneration begriffen ist und ihre Nachbarzelle kappenartig überdeckt, kann bei dem ersten Teilungsschritt entstanden sein. Der Vorgang entspräche bis dahin dem beschriebenen normalen Verlauf, weicht aber beim weiteren Fortschreiten insofern ab, als sich die geförderte sporogene Zelle noch einmal teilt. Die Zweikernigkeit der unteren Zelle ließe sich alsdann nur dadurch erklären, daß man diese Zelle als Embryosack betrachtet, in dem sich bereits der erste Teilungsschritt vollzogen hat. Aus der beträchtlicheren Größe der darüberliegenden Zelle ist jedoch zu schließen, daß diese eher Aussicht hat, zum Embryosack zu werden, als ihre zweikernige Schwesterzelle. Es wäre auch sehr merkwürdig, daß sich die erste Teilung im Embryosack vollzogen hätte, ohne daß derselbe gewachsen wäre. Es ist deshalb eher anzunehmen, daß die Zellwand zwischen den beiden unteren sporogenen Zellen bei der ersten Teilung der Embryosackmutterzelle entstanden ist, indem sich auch auf diese Weise am einfachsten die Doppelkernigkeit der unteren Zelle erklären läßt, die demgemäß dadurch zustande kam, daß der zweite Teilungsschritt nicht vollständig durchgeführt wurde. Die mittlere sporogene Zelle wäre also die Makrospore. Dafür sprechen auch die Tatsachen, daß sie erstens einen großen Kern besitzt und ferner sich stark auszudehnen scheint, indem ihre obere Nachbarzelle schon stark obliteriert ist. Da die Makrospore eine richtige Enkelzelle der Embryosackmutterzelle ist, hätten wir hier einen Fall, wo die Tetradenbildung nahezu vollständig durchgeführt ist.

## Die Integumente.

Eine nähere Beschreibung über Zahl und Größe der Integumente hat bereits Ph. van Tieghem gegeben (27).

Allerdings erstrecken sich seine Beobachtungen nur auf *P. candicans.* Er beschreibt bei dieser Spezies ein äußeres und ein inneres Integument, wovon aber das innere, das aus zwei Zelllagen besteht, nur zwei Drittel, höchstens drei Viertel der Höhe des Nuzellus erreicht. Das äußere Integument ist dagegen 4 bis 6 Zellschichten stark; es bedeckt zuerst das innere Integument und dann die obere Region des Nuzellus, woselbst es seinen Rand verdickt, die Mikropyle aber frei läßt. Da bei den Weiden nur ein einziges Integument vorkommt, das aus drei Zellschichten besteht, schließt van Tieghem auf Reduktion.

Da die Angaben van Tieghems nichts enthalten darüber, ob bei *P. candicans* das äußere oder das innere Integument zuerst entsteht oder ob beide sich gleichzeitig bilden, da sie sich ferner nur auf diese einzige Spezies erstrecken, hielt ich es für angebracht, noch andere Arten der Gattung daraufhin genauer zu untersuchen.

*P. canadensis* zeigt an jungen Samenknospen, wo sich schon die Archesporzellen in Schicht- und Embryosackmutterzelle geteilt haben, noch keine Spur von einem Integument. Erst an Material vom Februar, wo der Kern der Embryosackmutterzelle die Vorbereitungsstadien der Reduktionsteilung durchläuft, treten die ersten Ansätze zur Integumentbildung auf. Die anatrope Lage ist zu dieser Zeit noch nicht ganz von der Samenknospe eingenommen. Auf der stärker wachsenden Seite der Samenknospe, also nach dem Innern der Ovarialhöhle zu, fallen zunächst einige Epidermiszellen durch ihre Größe auf, indem sie sich in radialer Richtung bedeutend strecken, so daß an dieser Stelle die Samenknospe eine höckerartige Vorwölbung bekommt (Fig. 10 A). Dieser Höcker wird dadurch dicker, daß sich jene radial gestreckten Zellen durch perikline Wände teilen, so daß die Epidermis an dieser Stelle zunächst zweischichtig wird. Innerhalb dieser beiden Schichten fahren die Zellen lebhaft fort, sich durch antikline und perikline Wände zu teilen. Indem so die Epidermis zu einem dicken Wulst heranwächst, der sich langsam nach vorn schiebt, setzt innerhalb dieses Wulstes eine neue Differenzierung ein. An der Stelle nämlich, wo sich die Einbuchtung zwischen Nuzellus und Integumentansatz befindet, fangen die zu innerst gelegenen Zellen des letzteren an, sich stärker hervorzuwölben, so daß der anfänglich einheitliche Zellhöcker nunmehr in zwei zerfällt (Fig. 10 B). Die Differenzierung in ein äußeres und inneres Integument hat sich hiermit vollzogen. Beide Integumente verdanken also ihren Ursprung lediglich der Epidermis. Das innere Integument ist gleich von Anfang an nur auf wenige, schmale Zellen beschränkt, während dem äußeren Integument der größere Komplex des epidermalen Zellhöckers verbleibt. Auf der entgegengesetzten Seite des Nuzellus haben sich unterhalb der Ein-

buchtung zwischen Nuzellus und Funikulus die epidermalen Zellen ebenfalls stark radial gestreckt. Sie wölben sich auch etwas vor, bekommen aber nur sehr wenige perikline Wände, und es bleibt bei einem kleinen Wulst.

Der zeitliche Entwicklungsgang bei der Bildung der Integumente ist also kurz folgender: Zunächst ist der epidermale Zellhöcker einheitlich, und die Stelle, wo das äußere Integument

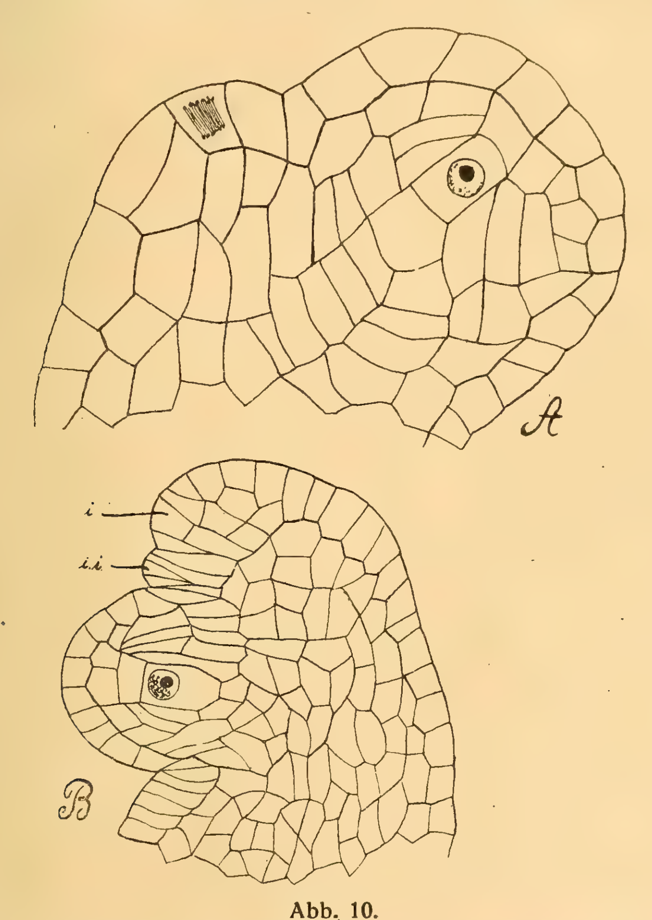



**Abb. 10.**

**A und B: Längsschnitt durch Samenanlagen von *P. canadensis*, die Entstehung der Integumente zeigend, *i* = äußeres, *ii* = inneres Integument.**

seinen Ursprung nimmt, wird durch perikline Wände schon frühzeitig markiert, währenddem die nach vorn gelegenen Epidermiszellen sich vorwölben und somit der Ausgangspunkt für das innere Integument festgelegt wird. Der Ursprung des äußeren Integuments ist also zeitlich etwas früher bestimmt als der des inneren. Obwohl beide Integumente alsdann gleichmäßig weiterwachsen, muß doch behauptet werden, daß sich das äußere Integument zuerst differenziert. Im übrigen Verhalten der heranwachsenden

Integumente stimmen meine Beobachtungen bei *P. canadensis* mit den Angaben van Tieghems über *P. candicans* überein.

Ganz anders als diese beiden Arten verhält sich *P. tremula*, indem hier nur ein einziges Integument zur Ausbildung kommt. Von einem zweiten Integument wurde auch nicht der leiseste Ansatz dazu beobachtet. Die Anfangsstadien wickeln sich bei *P. tremula* genau so ab wie bei *P. canadensis*, indem sich wiederum ein epidermaler Zellhöcker vorwölbt, in welchem die Zellteilungen genau so vor sich gehen wie oben beschrieben wurde (Fig. 8 A, D). Dieser Wulst teilt sich aber alsdann nicht in zwei Abschnitte wie bei *P. canadensis*, sondern er wächst einheitlich nach vorn weiter. Auf der Innenseite des Nuzellus ist ebenfalls keine Spur von einer wulstartigen Vorwölbung der Epidermiszellen zu beobachten. Wir haben also bei *P. tremula* nur ein einziges Integument, das 3-schichtig ist und nur an seiner Spitze etwas anschwillt (Fig. 24, Tfl. XI). Es bleibt eine schmale Mikropyle frei, die direkt auf das obere Ende des Embryosacks führt, der den Nuzellus durchbrochen hat und in die Mikropyle hineingewachsen ist.

Bei *P. tremula* bildet sich das Integument schon anfangs Januar, so daß es bis zu dem Augenblick, wo die Embryosackmutterzelle in das Synapsisstadium eintritt, den Scheitel des Nuzellus bereits erreicht hat (Fig. 9 A), während bei *P. canadensis* auf diesem Stadium die beiden Integumente sich erst zu bilden anfangen.

Noch früher entwickelt sich das Integument bei *P. alba*. Hier treten schon an Samenknospen vom September in der Epidermis die ersten periklinen Zellteilungen auf, während sich die Archesporzelle kaum in Schicht- und Embryosackmutterzelle geteilt hat. Nach den wenigen Schnitten zu urteilen, die von *P. alba* untersucht wurden, wird hier ebenfalls nur ein einziges Integument angelegt.

Es wirft sich nunmehr die Frage auf, welchem der beiden Integumente von *P. canadensis* das Integument von *P. tremula* homolog zu setzen ist. Van Tieghem stellte dieselbe Frage in bezug auf die zwei Integumente bei *P. canescens* einerseits und das Integument bei *Salix* andererseits. Da die beiden Gattungen in sehr enger Verwandtschaft stehen, kommt er zu dem Schluß, daß das innere Integument bei *Populus* nur noch in rudimentärer Form, bei *Salix* überhaupt nicht ausgebildet wird, daß also das einzige Integument bei *Salix* dem äußeren Integument von *P. canescens* homolog zu setzen ist. Daß diese Homologie besteht, daran ist wohl kaum zu zweifeln. Anders verhält es sich damit, ob das nur schwach ausgebildete innere Integument bei *P. canescens* und *canadensis* wirklich als reduzierte Form aufzufassen ist. Sehr merkwürdig ist es jedenfalls, daß das innere Integument zeitlich nicht vor dem äußeren angelegt wird, wie es sonst der Fall ist, sondern sich erst aus dem gemeinsamen Zellhöcker herausdifferenziert, nachdem schon vorher perikline Teilungen die Ursprungs-

stelle des äußeren Integuments festgelegt haben. Nach diesem Verhalten scheint es fast, als sei das innere Integument eine Neuanlage, die erst im Entstehen begriffen sei, aber durch das äußere Integument an ihrer weiteren Entfaltung gehindert werde. Diese Auffassung erscheint sogar als die wahrscheinlichere, wenn man die Salicaceen mit den Betuleen, Juglandaceen und Myricaceen in phylogenetischen Zusammenhang bringt, da bei diesen Familien stets nur ein Integument vorkommt. Hat bei *P. canadensis* das äußere Integument seine endgültige Größe erreicht, so ist es dem inneren so eng angeschmiegt, daß die Grenze zwischen beiden nicht mehr erkennbar ist. Trotz der kümmerlichen Ausbildung der einzelnen Zellen des inneren Integuments sind in älteren Samenknospen an der entsprechenden Stelle keine Zeichen von Degeneration vorhanden.

Welches ist nun das weitere Schicksal des Integuments bei *P. tremula*? Noch bevor die Befruchtung eintritt, bilden sich in dem verdickten, mikropylaren Abschnitt des Integuments einzelne Ölzellen aus, die sich sowohl durch ihren reichlichen Inhalt, als durch ihre stark verdickten Wände vor den übrigen Zellen auszeichnen. Der Inhalt besteht nur aus Öltröpfchen. Reichlicher noch als im Integument kommen diese Ölzellen jenseits der Mikropyle, im basalen Teil der Samenknospe, sowie im Funikulus und in der Plazenta vor. Sie stellen offenbar das Reservematerial dar, das teils für die Ausbildung des jungen Embryo bereitgehalten wird, zum Teil aber auch in dem losgelösten Samen eingeschlossen bleibt und bei der Keimung als Nahrung dient. Wie Fig. 24, Tfl. XI zeigt, ist die Stelle, wo sich später der Samen vom Funikulus trennt, frühzeitig durch eine starke Einschnürung markiert. Alle übrigen Zellen des Integuments sind inhaltsarm. Ihr Protoplasma stellt nur noch einen dünnen Wandbelag dar, der an der Stelle, wo er den Zellkern einschließt, am stärksten ist. Genau so verhält es sich mit dem übrigen Gewebe der Samenknospe, ausgenommen den Leitstrang und die Chalaza mit ihren inhaltsreichen Zellen.

## Der Verlauf des Pollenschlauchs und die Befruchtung.

Bevor ich auf die Befruchtung selbst eingehe, möchte ich versuchen, eine genaue Beschreibung der Strukturverhältnisse zu geben, die das Pollenkorn bzw. der Pollenschlauch im Fruchtknoten vorfindet.

Die Narbenäste sind mit großen, papillösen Zellen überzogen, welche reichlichen Inhalt führen, der sich mit Hämatoxylin braun färbt. Der Griffel ist sehr kurz. Er besteht aus inhaltsreichem Leitgewebe, dessen Zellen in der Längsrichtung des Griffels etwas in die Länge gestreckt sind. Die Wand des Fruchtknotens wird aus parenchymatischem Gewebe gebildet,

dessen Zellen nach außen zu immer größer und plasmaärmer werden. Einige dieser Zellen strecken sich senkrecht zur Oberfläche des Fruchtknotens stark in die Länge und verdicken ihre Wände, die sich wie Zellulose färben. Dabei schwindet ihr Inhalt vollständig. Die Funktion dieser Zellen ist eine rein mechanische, indem sie zunächst die Fruchtwand aussteifen und später bei der Reife als Öffnungsmechanismus fungieren. Zur Zeit der Bestäubung sind diese Zellen in der Fruchtknotenwand nur vereinzelt anzutreffen, kurz vor dem Öffnen der Frucht machen sie dagegen den Hauptbestandteil der Wand aus. Nach außen sowohl wie nach innen gegen die Ovarhöhle zu wird die Fruchtknotenwand durch eine epidermale Schicht abgeschlossen. Die äußere Epidermis besteht aus lauter kubischen, dickwandigen Zellen. Darunter liegt eine Zellschicht, die der Epidermis in Größe und Form der einzelnen Zellen vollständig gleicht. Die Wände dieser subepidermalen Zellen sind ebenfalls stark verdickt. Beide Zellagen zeichnen sich ferner noch dadurch aus, daß ihr Inhalt auf einen dünnen, plasmatischen Wandbelag beschränkt ist, der nur da etwas angeschwollen ist, wo der Kern liegt. Den normalen, aus zwei Karpellen gebildeten Fruchtknoten durchziehen vier Gefäßbündel der Länge nach, die nur wenige, schwache seitliche Abzweigungen aufweisen. Die innere Epidermis ist im Gegensatz zur äußeren dünnwandig. Sie besteht aus flachen, prismatisch gestreckten Zellen mit reichlichem Inhalt. Das übrige Gewebe der Fruchtknotenwand ist stärkehaltiges Parenchym, in welchem zwischendurch vereinzelte Ölzellen auftreten. Dadurch, daß der Fruchtknoten während der Entwicklung der Makrospore stark in die Länge gewachsen ist, erscheinen die Plazenten, die ebenfalls an Ausdehnung beträchtlich zugenommen haben, nicht mehr seitlich den Fruchtblättern entspringend, sondern sie sind, wie Fig. 25, Tfl. XI zeigt, nach unten zusammengerückt und nehmen den Boden der Ovarialhöhle ein. Von hier aus werden die Samenknospen durch starke, aufrechte Funikuli bis ungefähr zur Mitte der Ovarhöhle emporgetragen, so daß also ein noch sehr beträchtlicher Abstand von den Samenknospen bis zur Mündung des Griffelkanals besteht. Die Oberflächenzellen des Funikulus und der Plazenta, die schon sehr frühzeitig durch ihren reichen Plasmagehalt und ihre großen Kerne auffielen, haben sich vorgestülpt und bilden kleine Härchen, die zur Zeit der Befruchtung bis zum oberen Ende des Funikulus reichen, demnach die Mikropyle nicht versperren. Die Samenknospen berühren oft die Fruchtknotenwand, sind aber niemals mit ihr verschmolzen. Die Mikropyle stellt einen engen, geraden Kanal dar, der frei in die Ovarialhöhle mündet und infolge der anatropen Stellung der Samenknospe der Plazenta zugekehrt ist.

Überblicken wir noch einmal die Merkmale, die den Fruchtknoten zur Zeit der Befruchtung charakterisieren, so ist hervorzuheben, daß außer dem kurzen Griffel kein spezifisches Leitgewebe vorhanden ist, und daß zwischen Samenknospe und Griffelgewebe ein großer Abstand besteht.

Unter diesen ungünstigen Bedingungen gelangen die Pollenkörner auf die Narbe und treiben Schläuche in das zarte Gewebe der Narbenäste. Der Griffel ist in der Regel von zahlreichen Pollenschläuchen in der Richtung nach der Ovarialhöhle zu durchwachsen. An der Stelle, wo das Leitgewebe des Griffels in das Parenchym der Fruchtknotenwand übergeht, verschwinden gewöhnlich sämtliche Spuren der Pollenschläuche, um in der Samenknospe erst wieder aufzutauchen. Hier habe ich folgende interessante Beobachtung gemacht. Im unteren Teil der Samenknospe, also in der Nähe der Mikropyle, trifft man sehr häufig den Pollenschlauch in der Gestalt eines interzellular verlaufenden Schlauches, der durch seine intensivere Färbung vor dem Gewebe der Samenknospe auffällt. Infolge seiner Kleinheit ist er erst bei sehr starker Vergrößerung deutlich unterscheidbar. Was den Verlauf des Pollenschlauches kennzeichnet, sind mehr die hinterlassenen Spuren als der Pollenschlauch selbst. Zwischen den Zellwänden der Samenknospe kann man nämlich oft auf ansehnliche Strecken hin eine mehr oder weniger zusammenhängende Kette von stark tingierten Plasmamassen beobachten, die entweder von angrenzenden, verletzten Zellen oder vom Pollenschlauch selbst herrühren. Da der Verlauf des Pollenschlauchs nicht in einer Ebene erfolgt, konnten nur an Schnittserien genauere Beobachtungen gemacht werden. Es wurden deshalb vier aufeinanderfolgende Schnitte durch eine Samenknospe in der Fig. 24, Tfl. XI kombiniert. Wir sehen, wie in der halben Höhe der Samenknospe der Pollenschlauch diese anbohrt. Diesen Fall habe ich nur ein einziges Mal beobachtet, und doch halte ich ihn für typisch, da sich in den meisten Fällen der Pollenschlauch bis zu einer dem oben geschilderten Verhalten entsprechenden Stelle innerhalb der Samenknospe verfolgen läßt. Wie an Fig. 24, Tfl. XI zu sehen ist, ist der Pollenschlauch, der aus der Ovarialhöhle kommt, bis auf einen kleinen Rest abgerissen. Bei stärkerer Vergrößerung läßt sich sein Vordringen zwischen den Zellwänden noch auf eine kurze Strecke verfolgen; sodann ist in diesem Schnitt keine Spur mehr sichtbar. Die unmittelbare Fortsetzung zeigt der Nachbarschnitt, wo der Pollenschlauch nach abwärts gegen den Funikulus wächst, diesen aber nicht erreicht. Er wendet sich vielmehr in der Mikropylargegend unterhalb des Embryosackes im Bogen nach der anderen Seite der Samenknospe. Die Schnittfolge ging von der Rückenseite der Samenknospe aus, so daß das Integument zuletzt angeschnitten wurde. Der Pollenschlauch braucht also auf seinem Weg von der einen nach der anderen Seite der Samenknospe die Mikropyle nicht zu durchkreuzen. Er wächst vielmehr im Halbkreis um dieselbe herum und geht auf der anderen Seite in das Integument. Dabei wächst er wieder aufwärts bis zur Höhe des Eiapparats. Der Pollenschlauch ist nunmehr in derjenigen Schnittebene angelangt, in der auch der Embryosack liegt. Die beiden Abschnitte des Pollenschlauchs, die durch die Mikropyle voneinander getrennt sind, könnte man leicht zwei verschiedenen Pollenschläuchen

zurechnen. Wie wir aber gesehen haben, ist dem nicht so, da ja ein dazu gehöriger Nachbarschnitt die Verbindung zwischen den beiden Abschnitten herstellt. Ist der Pollenschlauch in der Höhe des Eiapparates angelangt, so biegt er hakenförmig um und wendet sich dem Embryosack zu. Dabei kommt er mit dem Nuzellus überhaupt nicht in Berührung, da der Embryosack, wie oben schon beschrieben wurde, den Nuzellus an dessen Scheitel vollständig durchbrochen hat und samt dem Eiapparat in die Mikropyle hineingewachsen ist. Da die Mikropyle an dieser Stelle in ihrer ganzen Breite von dem Embryosack eingenommen wird, braucht der Pollenschlauch keinen lufterfüllten Raum mehr zu durchkreuzen. Allerdings fehlt gewöhnlich zwischen jener Umbiegungsstelle und dem Eiapparat jegliche Spur vom Pollenschlauch. Nur in ganz wenigen Fällen waren daselbst interzellulare Trübungen anzutreffen, die zweifellos den Weg des Pollenschlauchs bezeichneten. Daß dieser Abschnitt des Pollenschlauchs nur sehr schwach oder gar nicht markiert ist, mag wohl darin seinen Grund haben, daß sich der gesamte Inhalt des oberen Schlauchendes vollständig in den Embryosack ergießt, daß ferner durch die chemischen Einflüsse, die vom Eiapparat ausgehen, die Pollenschlauchwand stark verquollen ist und unsichtbar wird. Die Tatsache aber, daß der Pollenschlauch den Embryosack wirklich erreicht, konnte trotzdem in mehreren Fällen deutlich festgestellt werden.

So veranschaulicht Fig. 18, Tfl. X den Moment, wo der Pollenschlauch in den Embryosack eingedrungen ist. Der Pollenschlauch hat aber seinen Inhalt noch nicht entleert; das eingedrungene Schlauchende ist vielmehr prall mit Inhalt erfüllt, was durch die intensive Färbung zum Ausdruck kommt. In dieser tief gefärbten Masse fallen zwei kleine, rundliche Körper durch ihren helleren Glanz auf. Dies sind ohne Zweifel die beiden generativen Kerne. Wie an der Zeichnung ersichtlich ist, befindet sich zwischen den beiden Kernen von außen her eine schmale Einbuchtung, die offenbar andeutet, daß zwischen den Protoplasten der generativen Kerne eine gewisse Trennung besteht. Dieselbe Einschnürung wurde außerdem in einem zweiten Fall beobachtet. Beidesmal war ferner für das Verhalten des Pollenschlauches charakteristisch, daß er sich quer vor den Synergiden in den Embryosack einschiebt. Nach der Beschaffenheit des Eiapparates wäre zu erwarten gewesen, daß der Pollenschlauch bei seinem Eindringen den schmalen Spalt zwischen den beiden Synergiden benützen würde. Dieses Verhalten findet man nämlich bei der nahverwandten Gattung *Salix*. Hier aber hat der Pollenschlauch einen ganz anderen Wachstumsmodus als bei *Populus*, indem er, soweit diese Verhältnisse daselbst untersucht sind, regelrecht durch die Mikropyle eindringt, deren Fortsetzung der Spalt zwischen den Synergiden bildet. Bei *Populus* aber wird, wie wir gesehen haben, die Mikropyle überhaupt nicht benützt; der Pollenschlauch umgeht sie halbkreisförmig und biegt dann plötzlich um, um von der Seite her in den Embryosack einzudringen.

Die Fig. 18 a, Tfl. X wird erst verständlich durch Fig. 18 b, indem beide Figuren Schnitte durch denselben Embryosack darstellen. Denkt man sich die beiden Zeichnungen aufeinandergelegt, so ergibt sich, daß der Pollenschlauch nicht von der Seite her zwischen den Synergiden eindringt, sondern vor bzw. hinter dieselben zu liegen kommt. Man könnte versucht sein, aus diesem Verhalten zu schließen, daß jede der beiden Synergiden einen Spermakern aufnehme, den weiterzuleiten dann ihre Aufgabe wäre. Vergegenwärtigt man sich den Verlauf der Plasmastränge von den Synergiden nach der Eizelle und dem sekundären Embryosackkern, wie es in Fig. 14, Tfl. X dargestellt ist, so muß ein Schluß wie der obige als nicht ganz unberechtigt erscheinen. Leider sind mir keine fortgeschrittenen Stadien, welche die Wanderung der Spermakerne zeigen könnten, zu Gesichte gekommen, findet doch die Befruchtung so selten statt, daß das Auffinden eines solchen Momentes einen großen Zufall bedeuten würde. Aufklärung über die Funktion der Synergiden könnte ferner deren weiteres Verhalten selbst geben. Fig. 18 b, Tfl. X zeigt bereits eine deutliche Trübung der einen Synergide, während die andere noch vollständig intakt zu sein scheint. Nun hat aber die Entleerung des Pollenschlauches noch gar nicht stattgefunden; es wäre also jene Trübung der einen Synergide lediglich auf die Berührung mit dem Pollenschlauch zurückzuführen, vorausgesetzt, daß wir es hier mit einem Eiapparat zu tun haben, der bei dem Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack noch ganz und gar lebensfähig war. Wie schon erwähnt, fehlen mir jene Stadien, die zwischen dem Eindringen des Pollenschlauches und der Entwicklung des Embryo liegen. Es kann also ein etwaiges früheres Degenerieren der einen Synergide nicht festgestellt werden, um daraus auf das weitere Verhalten der Spermakerne schließen zu können. Diese Frage muß also unentschieden bleiben.

Nach den Zeitpunkten des fixierten Materials zu urteilen, dauert die Zeit von der Empfängnisreife bis zu dem Moment, wo der Pollenschlauch in den Embryosack eindringt, ungefähr 8 Tage.

Überblicken wir nun noch einmal den Verlauf des Pollenschlauchs, soweit er bis jetzt beschrieben wurde, so zeigt sich dabei eine große Lücke. Wir konnten die Spuren zahlreicher Pollenschläuche bis dahin verfolgen, wo das Griffelgewebe in die Fruchtknotenwand übergeht. Sodann tritt stets ein einziger Pollenschlauch erst wieder innerhalb der Samenknospe auf, wo er in der beschriebenen Weise zum Embryosack vordringt. Dieser Wachstumsmodus innerhalb der Samenanlage war in den zahlreich beobachteten Fällen immer derselbe. Auffallend ist, daß es stets nur ein einziger Pollenschlauch war, der die Samenknospe durchbohrte, wo doch das Griffelgewebe von so vielen Pollenschläuchen durchwuchert war. Verzweigungen des Pollenschlauches wurden niemals beobachtet. Die Chalaza, die ich bei Hunderten von Samenknospen genau durchsuchte, war stets von jeglichen Spuren des Pollenschlauches frei. Dasselbe gilt für Funikulus

und Plazenta. Es muß also der Pollenschlauch in der halben Höhe der Samenknospe in sie eindringen, wie es der oben erwähnte und in Fig. 24, Tfl. XI dargestellte Fall einwandfrei bestätigt.

Nunmehr entsteht aber die Frage: Hat der Pollenschlauch auf seinem Weg vom Griffelgewebe bis zur Samenanlage nur die Ovarialhöhle benützt, oder ist er ganz oder teilweise in der Fruchtknotenwand vorgedrungen?

Die Annahme, daß der Pollenschlauch die ganze Fruchtknotenhöhle durchmessen haben soll, ist von vornherein schon deshalb sehr unwahrscheinlich, da dieser Weg eine beträchtliche Entfernung darstellt (Fig. 25, Tfl. XI). Es waren auch keinerlei Spuren in diesem lufterfüllten Raum nachzuweisen. Ich begann deshalb damit, die Wand des Fruchtknotens in Längsschnitten von mehr als 20 verschiedenen Ovarien abzusuchen und blieb nicht ohne Erfolg. In zwei Fällen fand ich dicht an der Innenseite der Fruchtknotenwand, weit unterhalb des Griffelgewebes vereinzelte Spuren eines Pollenschlauches, die dessen Abwärtswandern deutlich demonstrierten. Ich habe versucht, diese Beobachtung in Fig. 25, Tfl. XI übersichtlich darzustellen. Ein noch günstigeres Bild boten zwei andere Fälle, wovon der eine näher beschrieben sei. Es zeigte sich hier ein ziemlich großer, zusammenhängender Abschnitt vom Pollenschlauch, der gerade dabei ist, von der Fruchtknotenwand in die Ovarhöhle überzugehen. Er dringt unter den schmalen, langgestreckten Zellen der inneren Epidermis vorwärts und tritt sodann gegenüber einer Samenknospe in die Ovarialhöhle ein. Um ein Haar des Funikulus oder der Plazenta, das sich beim Fixieren oder Schneiden über die Fruchtknotenwand gelegt haben könnte, kann es sich sowohl hier wie in dem anderen Fall unmöglich handeln. Denn einmal reichen die Haare auf diesem Stadium nur bis zur Basis der Samenanlage, ferner sind sie viel dicker und bei weitem nicht so inhaltsreich wie dieser schmale, gleichmäßige, intensiv gefärbte Schlauch. Zudem ist durch die beiden oben erwähnten Fälle, wo deutliche Spuren des Pollenschlauchs innerhalb der Fruchtknotenwand auftraten, einwandfrei genug erwiesen, daß der Pollenschlauch wirklich seinen Weg durch die Ovarwand nimmt, um zur Samenknospe zu gelangen. Daß diese Spuren in der Fruchtknotenwand stark verwischt sind, ist leicht zu erklären, wenn man bedenkt, wie enorm der Fruchtknoten während dieser Zeit an Größe zunimmt, was nur durch Ausdehnung und lebhafte Teilungen der einzelnen Zellen möglich ist, wobei der sich hindurchzwängende Pollenschlauch nicht unbeeinflußt bleibt. In dem zuletzt beschriebenen Fall dringt der Pollenschlauch in unmittelbarer Nähe, stellenweise sogar direkt unter der inneren Epidermis vorwärts. Wie am Anfang dieses Kapitels schon darauf hingewiesen wurde, zeichnen sich die zu innerst gelegenen Schichten und insbesondere die innere Epidermis vor den übrigen Zellen durch reichlicheren Inhalt und zartere Wände aus. Wenn sie auch nicht den Charakter eines spezifischen Leitgewebes tragen, so sind sie jener Eigenschaften

halber doch imstande, als solches zu fungieren. Das Wachstum des Pollenschlauchs geht also zum größten Teil interzellular vor sich. Nur zwischen Fruchtknotenwand und Samenanlage muß der Pollenschlauch einen lufterfüllten Raum durchkreuzen. Um eine große Distanz kann es sich hier nicht handeln, da die Samenknospen im allgemeinen der Ovarwand stark genähert sind; bisweilen liegen sie ihr sogar dicht an.

Bei *P. canadensis* wurden nur wenige Fruchtknoten auf die Befruchtung hin untersucht, wobei sich ergab, daß sehr wahrscheinlich der Pollenschlauch denselben Verlauf nimmt wie bei *P. tremula.* Zahlreiche Samenknospen zeigten nämlich Spuren des Pollenschlauches wiederum an derselben Stelle und in derselben Weise im Bogen verlaufend, wie es für *P. tremula* beschrieben wurde. Der übrige Verlauf des Pollenschlauches sowie sein Eindringen in den Embryosack wurden bei *P. canadensis* nicht beobachtet.

## Die Entwicklung des Embryo.

Obwohl in zahlreichen Samenknospen Spuren des Pollenschlauches angetroffen wurden, fand die Befruchtung nur in sehr seltenen Fällen statt. Infolgedessen war das gesammelte Material sehr bald aufgebraucht. Die wenigen Ergebnisse, die aus dem geschnittenen Material erzielt werden konnten, scheinen jedoch darauf hinzudeuten, daß sich die Entwicklung des Embryo bei *P. tremula* in derselben Weise wie bei *Salix* (2) vollzieht. Soweit einwandfreie Feststellungen gemacht werden konnten, stimmen wenigstens die Anfangsstadien in allen Details mit *Salix* überein.

Die befruchtete Eizelle teilt sich zunächst durch eine zur Längsachse des Embryosacks transversale Wand in zwei Tochterzellen (Fig. 19, Tfl. X). Die Suspensorzelle läuft nach ihrem basalen Ende spitz zu, während ihre Schwesterzelle halbkugelig in den Embryosack hineinragt. Das Volumen der Suspensorzelle ist größer als das ihrer Schwesterzelle. Erstere streckt sich in die Länge, wobei im zugespitzten Teil große Vakuolen entstehen, die von zahlreichen Plasmafäden durchzogen sind. Kern und Nukleolus der Suspensorzelle sind kleiner als die der Schwesterzelle. Die beiden Synergiden sind inzwischen degeneriert. Ihr Inhalt ist zu einer vollständig homogenen, trüben Masse zusammengeschrumpft. Genau so verhält sich der eingedrungene Pollenschlauch, welcher sich als dunkelgefärbtes, schmales Band, das an seinem Ende mit der einen Synergide verschmolzen ist, zu erkennen gibt. Auch aus dieser Figur ist ersichtlich, daß der Pollenschlauch nicht in den Spalt zwischen den Synergiden eindringt.

Mittlerweile hat sich auch der Endospermkern geteilt, und die Tochterkerne verteilen sich ziemlich gleichmäßig in dem Plasmaschlauch, welcher den ganzen Embryosack auskleidet. Einige dieser Endospermkerne zeichnen sich durch zwei, seltener

durch drei große Nukleolen aus. In den zwei Fällen, die ich im ganzen von diesem Stadium beobachtet habe, entsprachen einem 2-zelligen Embryo 6 freie Endospermkerne. Welcher von den beiden Teilungsvorgängen zuerst begonnen hat, läßt sich nicht sagen. Dagegen ist es sicher, daß das Endosperm in seiner Entwicklung dem Embryo vorauseilt. An einem späteren Zustand, wo der Embryo außer dem Suspensor aus 8 Zellen bestand, lagen im Plasmaschlauch des Embryosacks 6 freie Endospermkerne zerstreut. Die Untersuchung der weiteren Entwicklung des Embryo konnte leider aus den schon erwähnten Gründen nicht fortgesetzt werden.

## Parthenokarpie bei P. tremula und P. canadensis.

Untersuchungen der heranreifenden Früchte bei *P. canadensis* ergaben, daß die meisten Früchte ein und derselben Infloreszenz ohne Samen blieben, obwohl die Fruchtknoten seit der Bestäubung beträchtlich herangewachsen waren. Sehr selten waren in einem Fruchtknoten Samen zu finden, und dann waren es immer nur 1 oder 2 in einem Fruchtknoten; drei und mehr Samen fand ich niemals. Diese samentragenden Früchte standen fast nur in der unteren Hälfte der Infloreszenz. Ein äußerer Unterschied zwischen den samenlosen und samentragenden Früchten war während der ersten Zeit nach der Befruchtung nicht zu konstatieren. Erst kurz vor der völligen Samenreife fielen an den noch auf den Bäumen hängenden Kätzchen diejenigen Früchte auf, die Samen enthielten. Sie waren etwas größer als die anderen, und das eine der beiden Fruchtblätter war gewöhnlich etwas angeschwollen, so daß diese Früchtchen durch die einseitige Verdickung gekrümmt erschienen. Dieses Unterscheidungsmerkmal, das sowohl bei *P. tremula* als auch bei *P. canadensis* festgestellt wurde, war aber so wenig auffallend, daß nur das geübte Auge die samentragenden Früchte herausfinden konnte. Das abfallende Fruchtkätzchen hat besonders bei *P. alba*, weniger bei *P. tremula* und *canadensis* einzelne Früchte schon verloren, so daß häufig nur noch wenige im Verband des Kätzchens zur Erde gelangen. Daß letzteres Verhalten für die genannten Arten typisch ist, darf nicht behauptet werden. Es ist möglich, daß diese Erscheinung auch mit dem Standort oder mit der Witterung in irgendwelchem Zusammenhang steht. Jedenfalls aber wird durch das frühere Abfallen von Einzelfrüchten eine Auslese getroffen zwischen samenlosen und samentragenden Früchten. Letztere sind es, die stets mit der Achse verbunden bleiben, bis sie am Boden der Verwesung verfallen. Das Öffnen der Früchte, sowohl der befruchteten als auch der unbefruchteten, vollzieht sich teils auf der Mutterpflanze, teils unmittelbar nach dem Abfallen. Wie bekannt ist, quillt dabei eine große Menge zarter, weißer Wolle aus den sich öffnenden Früchten hervor. Ein merk-

licher Unterschied in der Menge dieser Wolle besteht nicht, einerlei, ob Samen vorhanden sind oder nicht. Geschrumpfte Samen im Gewirre der Wolle sind im Verhältnis zu den normalen nicht selten. Bei *P. canadensis* war die Samenbildung unter den untersuchten Arten noch am reichlichsten, schwächer bei *P. tremula* und ganz unbedeutend bei *P. alba*. Die am Endabschnitt der Infloreszenzachse stehenden Früchte sind nur in den seltensten Fällen samentragend; sie sind kleiner als die übrigen und fallen auch früher ab als diese.

Bei *P. alba* stand mir leider nur eine einzige weibliche Pflanze zur Verfügung, die von den nächsten männlichen Exemplaren ungefähr 500 m entfernt war. Die Befruchtung wurde hieran nicht untersucht. Bei *P. canadensis* und *P. tremula* handelt es sich um mehrere, dicht beieinanderstehende männliche und weibliche Pflanzen.

Aus den soeben dargestellten Beobachtungen geht hervor, daß bei den genannten Arten Parthenokarpie herrscht. Ob es sich um stimulative oder vegetative Parthenokarpie handelt, soll in den folgenden Ausführungen auf Grund meiner mikroskopischen Untersuchungen näher geprüft werden.

Bei *P. tremula*, wo ich die Befruchtung eingehend untersuchte, wurde kein einziger Fruchtknoten gefunden, in dem nicht mindestens eine der Samenknospen vom Pollenschlauch durchwachsen war. Zu bemerken ist an dieser Stelle, daß nach dem Stäuben absichtlich nur solche Fruchtknoten fixiert wurden, die gut ausgebildet waren und die nur der unteren Hälfte der Infloreszenz angehörten, da es mir bei meinen Untersuchungen in erster Linie auf den Befruchtungsvorgang ankam.

Häufig wurden Zustände angetroffen, wo der hakenförmige Verlauf des Pollenschlauchs innerhalb der Samenknospe deutlich sichtbar war, wo aber trotzdem keine Befruchtung stattgefunden hatte. Daß dieselbe noch eintreten könnte, war deshalb nicht anzunehmen, weil der Inhalt des Embryosacks schon teilweise oder ganz degeneriert war. Es zeigte sich in diesem Fall der Embryosackinhalt auf ein schwach gefärbtes Klümpchen zusammengeschrumpft, in welchem manchmal noch die zerfallenen Reste der Kerne zu erkennen waren. In der Regel ist der sekundäre Embryosackkern am längsten erhalten. Der Embryosack selbst behält Form und Größe bei, so daß er eine fast leere Höhlung darstellt. Die Ursache der Nichtbefruchtung kann sowohl bei dem männlichen, als auch bei dem weiblichen Gametophyten zu suchen sein. Da aber in solchen unbefruchteten Samenknospen die Spuren des Pollenschlauchs bis an den Eiapparat heranführen, könnte man annehmen, daß der Embryosack seine Befruchtungsfähigkeit bei der Ankunft des Pollenschlauchs bereits verloren hätte. Andererseits könnte man aber auch behaupten, daß der Pollenschlauch nicht mehr befruchtungsfähig sei. Die generativen Kerne konnten in solchen Fällen nicht gefunden werden.

Ein weiteres Wachstum innerhalb der Samenknospe findet nach ausgebliebener Befruchtung nicht mehr statt. Die Zellen vom Integument und vom Nuzellus werden immer plasmaärmer, so daß die Samenknospen langsam schrumpfen. Dieser Prozeß des Absterbens erstreckt sich nicht auf den Funikulus. Die Haare desselben fahren vielmehr fort, stark in die Länge zu wachsen. Genau so verhalten sich die Haare, die der Plazenta entspringen. Der Kern dieser Haarzellen wandert immer weiter in das einzellig bleibende Haar ein, und erst, nachdem die ganze Ovarialhöhle mit dieser Wolle dicht erfüllt ist, stellen sie ihr Wachstum ein. Es wurden ferner Samenknospen angetroffen — und diese waren die meisten —, die überhaupt nicht von einem Pollenschlauch angebohrt waren. Ihr Schicksal war dasselbe wie dasjenige der unbefruchtet gebliebenen aber vom Pollenschlauch durchwachsenen Samenknospen. Es ist also klar, daß der Pollenschlauch nicht imstande ist, innerhalb der Samenknospe Reize auszulösen, die irgendwelche Wachstumserscheinungen zur Folge hätten. Ob sich diese Behauptung auch auf den Fruchtknoten ausdehnen läßt, ist vorläufig nicht zu entscheiden, da in dem Narben- und Griffelgewebe stets die Spuren zahlreicher Pollenschläuche angetroffen wurden, und es ohne Experiment schwer zu sagen ist, ob nicht doch ein Fruchtknoten, den man für vollständig frei von Pollenschläuchen hält, irgendwo, und sei es nur auf der Narbe, von einem Pollenschlauch angebohrt ist. Diese Frage kann also nur durch das Experiment endgültig entschieden werden. Soviel steht fest, daß Fruchtbildung ohne Befruchtung der Eizelle eintritt.

Die Zahl der Fälle, wo Parthenokarpie möglich ist, wird also durch das Beispiel von *Populus* um einen neuen Fall vermehrt. *P. alba* wurde daraufhin nicht näher untersucht. Nach dem äußerlichen Verhalten der Fruchtkätzchen ist wohl anzunehmen, daß hier dieselben Erscheinungen wie bei den beiden beschriebenen Arten herrschen.

## Allgemeine Bemerkungen.

Durch die oben dargestellten Untersuchungen ist der Nachweis erbracht, daß *P. tremula* und *P. canadensis* einen neuen Fall von Chalazogamie repräsentieren, wenn man mit Murbeck (16) und Nawaschin (17 und 18) als allgemeines Kriterium der Chalazogamie den interzellularen Wachstumsmodus des Pollenschlauches annimmt. Im Gegensatz hierzu legen bekanntlich andere Autoren, wie Wettstein (30) und Porsch (21) neben dem interzellularen Wachstum das Hauptgewicht auf das Wachstum des Pollenschlauches durch den Nuzellus. Nach dieser Auffassung würde das Beispiel von *Populus* lediglich unter den allgemeinen Begriff der Aporogamie fallen.

Es entsteht zunächst die Frage: Ist der Wachstumsmodus des Pollenschlauches bei *Populus* als Anpassungserscheinung an

bestimmte Organisationsverhältnisse des Fruchtknotens und der Samenknospe zu verstehen, wie es bei *Alchemilla* und *Cucurbita* (8) der Fall ist, oder stellt er eine Übergangsstufe dar zwischen Chalazogamie und Porogamie?

Da eine offene Mikropyle vorhanden ist, durch die der Pollenschlauch ungehindert eintreten könnte, ist keine Veranlassung gegeben, das erstere anzunehmen. In der Beschaffenheit der Samenknospe scheint also kein Hindernis für Porogamie zu liegen. Es scheint demnach, daß der Pollenschlauch bei *Populus* nur einen abgekürzten Weg einschlägt, indem er gleich von der Fruchtknotenwand seitlich in die Samenknospe eindringt. Ob es sich hierbei darum handelt, einen lufterfüllten Raum zu vermeiden, kann man nicht sagen, denn der Pollenschlauch könnte ja auch längs der Fruchtknotenwand und des Funikulus nach der Samenknospe vordringen. Wir sehen aber bei verschiedenen Holzpflanzen eine solche Abkürzung des Weges, was unter den Begriff der Chalazogamie im weiteren Sinne (= Aporogamie) gebracht werden kann. Daß der Pollenschlauch bei *Populus* Chalaza und Nuzellus im Gegensatz zu den echten Chalazogamen unberührt läßt, scheint in der Verschiedenheit der Plazentationsverhältnisse begründet zu sein. Denn vergleicht man *Populus* etwa mit *Alnus*, *Betula*, *Ulmus* usw. hinsichtlich der Anheftung der Samenknospen im Fruchtknoten, so ergibt sich der auffallende Unterschied, daß der endotropische Weg vom Griffelgewebe bis zum Embryosack bei den echten Chalazogamen viel kürzer ist als bei *Populus*. Das wesentliche der Chalazogamie jedoch, den interzellularen Verlauf des Pollenschlauches innerhalb der Samenknospe, hat *Populus* mit den echten Chalazogamen gemeinsam, was deshalb besonders hervorzuheben ist, weil sich dadurch die Salicaceen an die Amentaceen anschließen.

Abgesehen von der Frage, ob die Chalazogamie im allgemeinen als etwas Ursprüngliches oder als etwas Sekundäres aufzufassen ist, geht aus den Verhältnissen bei *Populus* hervor, daß wir es hier mit einem Übergang — sei es von der Chalazogamie zur Porogamie oder umgekehrt — zu tun haben.

Inwieweit ist nun die Art des Pollenschlauchwachstums bei *Populus* geeignet, eine Antwort auf die Frage: „ist Chalazogamie eine primäre oder eine sekundäre Erscheinung?" zu geben?

Von diesem Gesichtspunkt aus verdient eine Eigentümlichkeit des Pollenschlauches bei *Populus* besondere Beachtung. Wie aus Fig. 24, Tfl. XI hervorgeht, und wie bereits geschildert ist, wächst der in die Samenknospe eingedrungene Pollenschlauch nicht auf dem kürzesten Weg nach dem Eiapparat hin, sondern er macht einen beträchtlichen Umweg. Und dieser Umweg ist nicht etwa ein unsicheres, in steter Abänderung begriffenes Umherirren des Pollenschlauches, sondern dieser wächst stets in einem bestimmten, hakenförmigen Bogen von konstanter Form. Würde der Pollenschlauch, sobald er in die Samenknospe eingedrungen ist, in gerader Richtung, also auf dem kürzesten Weg dem

Eiapparat entgegenwachsen, so könnte man geneigt sein, einen solchen Wachstumsmodus eher von Porogamie als von Chalazogamie abzuleiten als es so der Fall ist, eine Ansicht, die sich durch das Prinzip der Wegersparnis begründen ließe. Nun ist aber gerade das Gegenteil der Fall, indem der Pollenschlauch jenen bogenförmigen Umweg beschreibt, welcher viel eher zu verstehen ist, wenn man ihn als Überbleibsel eines noch ausgedehnteren, interzellularen Wachstums innerhalb der Samenknospe auffaßt.

Wenn hiermit auch nicht der Beweis erbracht ist, daß bei *Populus* der Wachstumsmodus des Pollenschlauches von Chalazogamie und nicht von Porogamie abzuleiten ist, so sind die geschilderten Verhältnisse doch dazu angetan, eine sympathische Erklärung hierfür zu bilden. Auch die merkwürdige Tatsache, daß bei der nahverwandten Gattung *Salix* reine Porogamie herrscht, vermag weder nach der einen noch nach der anderen Seite eine Entscheidung herbeizuführen. Zudem erstrecken sich bei *Salix* die Beobachtungen nur auf wenige Arten (2), so daß man ein vollständig klares Bild von den artenreichen Salicaceen in dieser Hinsicht noch nicht hat, erstrecken sich doch auch bei *Populus* die Untersuchungen nur auf *P. tremula* und *P. canadensis.*

Wenn sich aus den Verhältnissen bei *Populus* zu ergeben scheint, daß Chalazogamie eher eine primäre als eine sekundäre Erscheinung ist, so wird man in dieser Ansicht noch bestärkt, wenn man die systematische Stellung der *Salicaceae* in Erwägung zieht. Denn ohne Zweifel ist es eine sehr beachtenswerte Erscheinung, daß gerade bei denjenigen Pflanzenfamilien Chalazogamie aufzutreten pflegt, die anderer primitiver Merkmale wegen als ursprüngliche Angiospermentypen aufgefaßt werden. Seither waren es fast ausschließlich unter den Monochlamydeen die *Casuarinaceae, Betulaceae, Juglandaceae, Ulmaceae, Santalaceae* und *Euphorbiaceae,* bei denen Aporogamie nachgewiesen war. Ergänzt wird nunmehr diese Reihe durch die *Salicaceae,* wenn auch außer den beiden beschriebenen *Populus*-Arten bis jetzt kein Fall von Aporogamie bekannt ist.

Zum Schluß möchte ich versuchen, die Ergebnisse meiner Untersuchungen daraufhin zu prüfen, ob und wieweit sie geeignet sind, als wertvolle systematische Merkmale zu gelten.

Was die Gruppierung der einzelnen Arten innerhalb der Gattung betrifft, so möchte ich an dieser Stelle nur hinweisen auf meine Ausführungen über Achsen-, Blatt- und Blütenstruktur.

Für die Verwandtschaft der beiden Gattungen *Salix* und *Populus* spricht eine große Anzahl gemeinsamer Merkmale. Die Übereinstimmungen und Unterschiede zwischen den beiden Gattungen — soweit diese daraufhin untersucht sind — lassen sich kurz folgendermaßen zusammenstellen:

## A. Übereinstimmungen:

1. Gerbstoffführende Zellreihen im Mark der Achse.
2. Die weiblichen Blüten stimmen in Zahl und Anordnung der Fruchtblätter, sowie in den Plazentationsverhältnissen überein.
3. Es ist ein mehrzelliges Archespor vorhanden, wovon sich nur eine Zelle zur Makrospore entwickelt. Eine Ausnahme scheint *P. alba* zu machen, wo nur eine Archesporzelle beobachtet wurde.
4. Häufig entwickelt sich mehr als eine Archesporzelle zur Makrospore.
5. Das Tapetum besteht aus 2, 3 und mehr Schichten.
6. Die Zellteilungen, die zur Bildung des Tapetums führen, lassen weder bei *Salix* noch bei *Populus* eine bestimmte Gesetzmäßigkeit erkennen, indem zahlreiche Variationen vorkommen.
7. Die Tetradenbildung ist unvollständig; es findet nur ein Teilungsschritt statt. Die untere der beiden Tochterzellen wird zum Embryosack.
8. Die Spindel bei der ersten Kernteilung der keimenden Makrospore ist parallel zur Längsachse des Embryosacks gerichtet. Die beiden Tochterkerne wandern unmittelbar nach der Teilung an die Pole des Embryosacks.
9. Im ganzen vollziehen sich im Embryosack 3 Teilungsschritte.
10. Die Antipoden befinden sich am Grunde des Embryosacks. Sie sind nur von sehr kurzer Dauer und degenerieren vor der Befruchtung.
11. Zwischen den beiden Synergiden befindet sich ein schmaler Spalt, der nach der Mikropyle hin offen ist.
12. Die beiden Polkerne vereinigen sich vor der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern.
13. Der Embryosack durchbricht den Nuzellus und dringt in die Mikropyle ein.
14. Die erste Teilung der befruchteten Eizelle ist transversal zur Längsachse des Embryosacks.
15. Die Epidermiszellen von Plazenta und Funikulus wachsen zu einzelligen Haaren aus, die an der Basis der bei der Reife abgelösten Samen verbleiben.

## B. Unterschiede zwischen Populus und Salix.

| Populus: | Salix: |
| --- | --- |
| 1. Bei der männlichen und weiblichen Blüte ist ein Achsenbecher vorhanden, welcher bei der männlichen Blüte im Jugendzustand bilateral-symmetrischen Bau erkennen läßt. Dementsprechend sind die Staubgefäße in zwei zur Hauptachse transversal verlaufende Gruppen angeordnet. Die Zahl der Staubgefäße beträgt 4—30. | 1. An Stelle des Achsenbechers sind bei beiden Geschlechtern eine oder zwei Drüsen vorhanden, welche ebenfalls in der Medianebene stehen. Die Zahl der Staubgefäße beträgt 2—12. |
| 2. Die aus der Archesporzelle hervorgegangene primäre Tapetenzelle bekommt eine antikline Wand: das Tapetum wird zweireihig. | 2. Das Tapetum bleibt einreihig. |
| 3. Bei *P. tremula* und *canadensis* herrscht Chalazogamie im weiteren Sinne (= Aporogamie). | 3. Bei *Salix* benützt der Pollenschlauch die Mikropyle und dringt durch den schmalen Spalt zwischen den Synergiden in den Embryosack ein. |
| 4. Bei *P. canescens* und *canadensis* kommen zwei Integumente vor; das innere ist nur schwach ausgebildet. Bei *P. alba* und *tremula* kommt nur ein Integument vor. | 4. Bei allen untersuchten Arten kommt nur ein Integument vor. |
| 5. Die diploide Chromosomenzahl ist bei *P. canadensis* und *tremula* 8. | 5. Bei *Salix* ist die Chromosomenzahl noch unbekannt. |

Bezüglich der Unterschiede im anatomischen Bau des Holzes und der Rinde verweise ich auf Solereder (23).

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß *Salix* und *Populus* in sehr naher Verwandtschaft stehen und mit Recht in eine Familie zusammengestellt werden. Faßt man die Verschiedenheiten näher ins Auge, so ergibt sich die Tatsache, daß auch hierin keine strengen Gegensätze vorhanden sind.

Was den ersten Punkt unter B betrifft, so möchte ich nur noch einmal kurz darauf hinweisen, was oben über die Fig. 4 und 5 gesagt ist. Danach ist der Achsenbecher bei *Populus* den Honigdrüsen bei *Salix* homolog zu setzen. Die beiden median gelegenen Drüsen bei *S. pentandra* (Fig. 21, Tfl. XI) entsprechen den beiden perigonblattartigen Teilen des Achsenbechers bei der männlichen *Populus*-Blüte (Fig. 20, Tfl. XI), die ebenfalls in die Medianebene

fallen. Die Unterschiede in der Beschaffenheit des Pollens, sowie in der Zahl der Staubgefäße hängen zweifellos mit der Art der Bestäubung zusammen. Abgesehen von diesen Einzelheiten liegt der *Salix*-Blüte der nämliche Bauplan zugrunde wie der *Populus*-Blüte. Denn auch die weiblichen Blüten stimmen in Zahl und Anordnung der Fruchtblätter, sowie in der Art der Anheftung der Samenknospen überein.

Ein weiterer Unterschied zwischen *Salix* und *Populus* besteht in der Wachstumsweise des Pollenschlauches. Dieser Punkt hat in den obigen Ausführungen bereits genügende Berücksichtigung gefunden, so daß an dieser Stelle nur noch einmal darauf hinzuweisen ist, daß der Wachstumsmodus des Pollenschlauches als Übergangsstadium zwischen Chalazogamie und Porogamie aufzufassen ist. Ein unüberbrückbarer Gegensatz zwischen *Salix* und *Populus* besteht also auch hier nicht.

Ähnlich verhält es sich mit den Integumenten, wo von vornherein eine Annäherung schon dadurch gegeben ist, daß das innere Integument niemals vollkommen ausgebildet ist, und daß ferner schon innerhalb der Gattung *Populus* Arten mit nur einem Integument vorkommen, wie *P. tremula* und *alba*.

Bei dieser nahen Verwandtschaft der beiden Gattungen fragt es sich nunmehr, welche davon die ursprüngliche und welche die abgeleitete Form ist. So kann man die Drüsen bei *Salix* entweder als Emergenzen oder als rudimentäres Perigon betrachten, was vorläufig nicht zu entscheiden ist. Der große Schauapparat, den *Populus* zur Blütezeit entfaltet, würde allerdings dafür sprechen, daß hier die Entomophilie das Ursprüngliche und die Anemophilie das Sekundäre ist. Andererseits ist das Verhalten des Pollenschlauches dazu angetan, *Populus* einen primitiveren Charakter als *Salix* zuzuschreiben. Auch in bezug auf die Integumente läßt sich die Frage nach dem relativen Alter der beiden Gattungen nicht entscheiden, da man das innere Integument bei *P. canescens* und *canadensis* sowohl für eine Reduktionserscheinung als auch für eine Neuanlage halten kann. Soviel steht aber jedenfalls einwandfrei fest, daß *Populus* und *Salix* in eine Familie zusammengehören.

Untersuchen wir nunmehr die Stellung der Salicaceen gegenüber anderen Familien im natürlichen System.

Hallier hält sämtliche Monochlamydeen für eine reduzierte Gruppe (10). So betrachtet er „die Amentaceen als in Blüte und Frucht reduzierte Abkömmlinge von den *Terebinthaceae*". Den Salicaceen weist er einen gesonderten Platz zu, indem er sie durch Reduktion von den Flacourtiaceen herleitet. Im Gegensatz hierzu halten Engler und Wettstein (4 und 30) die Amentaceen (Juglandeen, Myrineen, Coryleen, Betuleen, Quercineen und Casuarineen) für Verbindungsglieder zwischen den Gymnospermen und Angiospermen. Sie stellen sie dementsprechend als primitive Formen an das untere Ende der Dikotylenreihe, ebenso die Salicaceen, deren Zusammenhang aber mit den oben angeführten Gruppen der Amentaceen noch zweifelhaft ist.

Wieder andere Autoren wie Bartling, Grisebach, A. Braun und Hegelmaier betrachten die Salicaceen als nahverwandt mit den Tamaricaceen, mit denen sie die parietale Plazentation, das lokulizide Aufspringen der Frucht und die mit einem Haarschopf versehenen Samen gemein haben.

Es fragt sich nunmehr, welcher der genannten Gruppen die Salicaceen phylogenetisch am nächsten stehen. Versuchen wir zunächst, eine kurze Übersicht von den übereinstimmenden und abweichenden Merkmalen gegenüber den Amentaceen zu geben.

## A. Übereinstimmungen und Ähnlichkeiten der Salicaceen und Amentaceen:

1. Holzige Sprosse mit wechselständigen Blättern.
2. Kätzchenförmige Infloreszenzen.
3. Eingeschlechtige Blüten.
4. Mehrzelliges Archespor bei: *Salix*, *Populus*, — *Juglans*, *Corylus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Castanea* und *Quercus*.
5. Aporogamie bei: *Populus*, — *Juglans*, *Betula*, *Alnus*, *Corylus*, *Carpinus*.
6. Das Nährgewebe fehlt bei allen Salicaceen und Amentaceen.
7. Ein Integument kommt vor bei: *Salix*, einigen *Populus*-Arten, — *Juglans*, *Myrica*, *Betula*, *Alnus*, *Corylus*, *Carpinus*.
8. a) Der Fruchtknoten ist 2-blättrig und 1-fächerig bei: *Salix*, *Populus*, *Juglans* und *Myrica* (3 und 4 Fruchtblätter sind häufig bei *P. canadensis* und *Juglans*).
   b) Der Fruchtknoten ist 2-blättrig, am Grunde oder ganz 2-fächerig bei: *Betula*, *Alnus*, *Carpinus*, *Corylus*.

## B. Abweichungen der Salicaceen von den Amentaceen.

| Salicaceen: | Amentaceen: |
|---|---|
| 1. Diözie. | 1. Monözie, mit Ausnahme der Myricaceen. |
| 2. Die Samen haben einen basilären Haarschopf. | 2. Die Samen sind ohne Haare. |
| 3. Statt Perigon ist ein Achsenbecher (*Populus*) oder es sind Drüsen (*Salix*) vorhanden. | 3. Es ist ein Perigon vorhanden oder die Blüten sind nackt wie bei *Myrica Gale* ♂, *Carya* ♂, *Platycarya* ♂ und ♀. |
| 4. Der Fruchtknoten ist immer 1-fächerig und besteht aus 2 Karpellen. | 4. Bei *Castanea*, *Fagus* und *Quercus* ist der Fruchtknoten 3—6-fächerig und besteht aus ebensovielen Karpellen. |

5. Es ist parietale Plazentation vorhanden; die Samenknospen sind aufrecht und anatrop.

5. a) Die Samenanlage ist grundständig, gerade und aufrecht bei den Juglandeen und Myricaceen.

b) Die Samenanlage ist hängend bei den Betulaceen und Cupuliferen.

6. Die Samenanlage ist vor der Bestäubung vollständig entwickelt.

6. Die Samenanlage ist zur Zeit der Befruchtung noch sehr in der Entwicklung zurück bei: *Betula, Alnus, Corylus, Carpinus, Fagus, Castanea, Juglans, Myrica.*

7. Die Antipoden sind nur von kurzer Dauer; sie schwinden schon vor der Befruchtung.

7. Bei allen Amentaceen sind die Antipoden von ziemlich großer Dauer.

8. Die Frucht ist eine Kapsel mit dorsaler Dehiszenz.

8. Bei *Juglans* und *Myrica* ist die Frucht eine Steinfrucht, bei den übrigen Amentaceen eine Nuß.

Wie aus dieser Übersicht hervorgeht, sind bei den Salicaceen und Amentaceen viele Merkmale vorhanden, auf Grund deren sich ohne Schwierigkeit verwandtschaftliche Beziehungen herstellen lassen. Große Bedeutung ist vor allen Dingen den Punkten A 2, 3, 4 und 5 beizumessen, kommen doch diese Merkmale im Reich der Phanerogamen bei keiner Familie mehr in dieser Häufigkeit zusammen vor. Deshalb ist es sehr wahrscheinlich, daß die Amentaceen samt den Salicaceen in die Nähe der Gymnospermen gehören, weshalb man sie als primitive Formen an den Anfang der Dikotylenreihe stellt. Denn das gleichzeitige Vorkommen der Aporogamie und des mehrzelligen Archespors in Verbindung mit der Einfachheit der Blüten ist am besten zu verstehen, wenn man die Verhältnisse bei den höheren Gymnospermen in Betracht zieht, für welche ebenfalls ein mehrzelliges Archespor, endotropes Wachstum des Pollenschlauches und einfache eingeschlechtige Blüten charakteristisch sind. Gerade der Umstand also, daß diese Charaktere noch im Zusammenhang bei den Amentaceen und Salicaceen erhalten sind, kennzeichnet diese als ursprüngliche Formen.

Aus dem nämlichen Grunde ist anzunehmen, daß zwischen den Amentaceen und Salicaceen nahe verwandtschaftliche Beziehungen bestehen. Eine direkte Ableitung der Salicaceen von den Amentaceen ist allerdings durch den abweichenden Bau der Blüten sehr erschwert, ist aber trotzdem nicht unmöglich. Am stärksten sind die Abweichungen der Salicaceen gegenüber den Cupuliferen (*Castanea, Fagus, Quercus*), wo der Fruchtknoten aus 3—6 Karpellen mit ebensovielen Fächern besteht. Dagegen

scheinen die Juglandaceen und Myricaceen einer- und die Betulaceen und Corylaceen andererseits den Salicaceen ziemlich nahe zu stehen.

Wie wir oben gesehen haben, entwickelt sich der Achsenbecher der jungen männlichen Blüte von *Populus* zunächst in Form zweier perigonblattartiger Lappen, die in der Medianebene stehen, später aber an ihren Rändern zu einem einheitlichen Becher verwachsen. Die Jugendform der männlichen *Populus*-Blüte ist also geeignet, eine Verbindung vom Perigon der Amentaceen zum Achsenbecher bzw. den Drüsen der Salicaceen herzustellen.

Was den Bau des Fruchtknotens betrifft, so besteht zwischen den Salicaceen, Juglandaceen und Myricaceen der einzige Gegensatz darin, daß bei den beiden letzten Gruppen die Samenanlage gerade ist, bei der ersten dagegen die in der Mehrzahl vorhandenen Samenanlagen anatrop sind. Der 2-fächerige Fruchtknoten der Betulaceen und Corylaceen stellt insofern keine wesentliche Abweichung dar, als hier die Scheidewand durch die Ränder der Fruchtblätter gebildet wird. Damit im Zusammenhang steht ferner der Unterschied in der Art der Anheftung der Samenknospen, welche bei den Salicaceen grundständig und aufrecht, bei den Betulaceen und Corylaceen hängend sind.

Größer ist der Unterschied zwischen den Salicaceen und Amentaceen in der Ausbildung der Frucht. Allerdings scheint auch hier nach der Seite der Juglandaceen hin eine Annäherung zu bestehen, indem bei diesen die lokulizide Fruchtdehiszenz wenn auch nicht ausgeprägt, so doch angedeutet ist.

Über die phylogenetische Bedeutung dessen, was in der obigen Gegenüberstellung über die Zeit der Samenentwicklung, sowie über die Antipoden gesagt ist, läßt sich in diesem Zusammenhang nichts Bestimmtes behaupten.

Diözie ist für die Salicaceen typisch, kommt aber auch unter den Amentaceen, und zwar bei den Myricaceen vor.

Es bliebe also als einziger, wesentlicher Unterschied bestehen, daß bei den Salicaceen die Epidermiszellen der Plazenta und des Funikulus zu einzelligen Haaren auswachsen, während bei den Betulaceen, Corylaceen, Juglandaceen und Myricaceen etwas Ähnliches nicht vorhanden ist. Gerade dieses Merkmal ist es, was neben dem fast übereinstimmenden Bau des Fruchtknotens verschiedene Autoren veranlaßt hat, die Salicaceen als nah verwandt mit den Tamaricaceen zu betrachten. Dieser Auffassung zufolge wären die Salicaceen durch Reduktion aus den zwittrigen, mit 5- oder 4-zelligem Kelch und ebensolcher Blumenkrone ausgestatteten Tamaricaceen hervorgegangen.

Wieder zu einem anderen Resultat kommt Hallier (10), indem er sich „die Salicaceen durch Reduktion von Blüte und Frucht aus Homalieen- und Idesieen-artigen Flacourtiaceen entstanden" denkt. Als übereinstimmende Merkmale führt er besonders an: Form und Bau der Laubblätter, die kätzchenartigen

Blütenstände bei einigen Flacourtiaceen (*Homalium, Trimera* usw.) und die 2—3-klappige Kapsel mit parietalen Plazenten. Bezüglich der Ableitung der männlichen und weiblichen Blüten der Salicaceen von denen der Flacourtiaceen schreibt er folgendes: „Man braucht sich nur von den diözischen, apetalen, mit extrastaminalem Diskus versehenen, polystemonen Blüten von *Idesia* und gewissen Euflacourtiaceen auch noch den Kelch wegzudenken, um die Blüten von *Populus* und *Salix* zu erhalten."

Über die Samenhaare heißt es: „Schon die fein zerschlitzten Samenarillen von *Samyda* und *Casearia* stellen vielleicht ein phylogenetisches Entwicklungsstadium des basalen Haarschopfes der Salicaceen-Samen dar." —

Die beiden Ableitungen der Salicaceen von den Tamaricaceen und Flacourtiaceen enthalten die Grundbedingung, daß die Salicaceen eine reduzierte und nicht eine ursprüngliche Form seien. Auf die Tatsachen wie mehrzelliges Archespor und Wachstumsmodus des Pollenschlauches wird dabei nicht eingegangen, denen neben der Einfachheit der eingeschlechtigen Blüten ohne Zweifel große phylogenetische Bedeutung zukommt. Denn gerade aus diesen drei Merkmalen ist zu schließen, daß die Salicaceen eine ursprüngliche Form darstellen. Muß doch, wie schon erwähnt wurde, besonders hervorgehoben werden, daß sowohl bei den Salicaceen als auch bei den Amentaceen jene drei Merkmale — mehrzelliges Archespor, Aporogamie und Einfachheit der Blüten — fast immer gleichzeitig auftreten, eine Tatsache, die auf die höheren Gymnospermen hinweist und somit die Auffassung rechtfertigt, daß erstens die Salicaceen den Amentaceen verwandtschaftlich nahestehen, und daß zweitens die Salicaceen und Amentaceen an den Anfang der Dikotylenreihe gehören, also keine reduzierte Formen sind. Als Belege hierfür sind folgende Ergebnisse obiger Untersuchungen geeignet:

1. Das Archespor bei *P. canadensis* und *P. tremula* ist mehrzellig. In der Regel entwickeln sich zwei Archesporzellen bis zur Embryosackmutterzelle. Häufig entwickelt sich mehr als eine Embryosackmutterzelle bis zur Reduktionsteilung.
2. Bei *P. canadensis* und *P. tremula* herrscht Aporogamie, welche als Übergang von Chalazogamie zur Porogamie aufzufassen ist.
3. Der Achsenbecher der männlichen Blüte weist im Jugendzustand 2 median stehende, perigonblattartige Lappen auf, die den gleichfalls median stehenden Drüsen der *Salix*-Blüte homolog sind und deutlich darauf hinweisen, daß der Achsenbecher von *Populus* vom Perigon der Amentaceen abzuleiten ist, indem dasselbe auf zwei perigonblattartige Gebilde reduziert wird, die nur noch in jungen männlichen Blüten zur Ausbildung gelangen, sonst aber von Anbeginn an zu einem einheitlichen Becher verwachsen. —

Unter den Amentaceen sind es einerseits die Juglandaceen und Myricaceen, andererseits die Betulaceen und Corylaceen, welche den Salicaceen am nächsten stehen, während die Cupuliferen eine entferntere Stelle einnehmen.

---

## Literaturnachweis.


1. Benson, M., Sanday and Berridge, Contrib. to the embryologie of Amentif. (Transact. Linn. Soc. Ser. 2. VII. 1906. Part. II.)
2. Chamberlain, J., Contribution to the life history of Salix. (Bot. Gaz. XXIII. 1897.)
3. Eichler, Blütendiagramme. Leipzig 1878.
4. Engler, A., Syllabus der Pflanzenfamilien. 5. Aufl. 1907.
5. Ernst, A., Zur Phylogenie des Embryos. d. Angiosp. (Ber. d. D. b. Ges. Bd. XXVI a. 1908.)
6. — Fortpflanzung der Gymnosp. u. Angiosp. (Abdruck aus Handwörterbuch d. Naturwissenschaften. Jena 1913.)
7. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. Teil 1. Allgem. Organographie. Jena 1913.
8. Grimm, J., Entwicklungsgeschichtl. Untersuchungen an Rhus und Coriaria. (Flora. Bd. 104. 1912. Heft 4.)
9. Haberlandt, G., Physiolog. Pflanzenanatomie. 5. Aufl. 1918.
10. Hallier, H., Über Juliania, eine Terebinth.-Gttg usw. Dresden 1908.
11. Johnson, D. S., On the Endosp. and Embryo of Peperomia pell. (Bot. Gaz. XXX. 1900.)
12. — A new type of embryo-sac in Peperomia. (Johns Hopkins Univ. Circ. 1907.)
13. Loesener, Th., Vorstudien zu einer Monographie der Aquifoliaceen.
14. Lotsy, J. P., Vorträge über bot. Stammesgeschichte. Bd. 3. Jena 1911.
15. Modilewsky, J., Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. (Flora. Bd. XCVIII. 1908. H. 4.)
16. Murbeck, S., Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchemilla arvensis u. d. Wesen der Chalazogamie. (Lunds Univ. Årsskrift. Bd. XXXVI. Afdeln 2. No. 9.)
17. Nawaschin, S., Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. (Bull. de l'Acad. Imp. de St. Petersb. VIII. 1898.)
18. — Zur Entwicklungsgesch. d. Chalazogamen: Corylus avellana. (Bull. de l'Acad. Imp. St. Petersb. X. 1899.)
19. — Über d. selbst. Bewegungsvermögen d. Spermak. (Östr. bot. Zeitschr. 1909.)
20. Osterwalder, A., Beiträge zur Embryologie v. Aconitum Napellus L. [Inaugural-Diss.] München 1898.
21. Porsch, O., Versuch einer phylogenet. Erklärung d. Embryos. u. d. doppelten Befr. Jena 1907.
22. Samuels, J. A., Études sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation du Gunnera macrophylla Bl. Leipzig 1912.
23. Solereder, H., Systemat. Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1908.

— Systemat. Anatomie der Dikotyledonen. Erg.-Bd. 1899.

24. Strasburger, E., Über Chromosomenzahlen usw. (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XLV. 1908.)
25. — Das botanische Praktikum. 5. Aufl. 1913.
26. — Lehrbuch der Botanik. 13. Aufl. 1917 (von Fitting, Jost, Schenk u. Karsten).
27. Van Tieghem, Ph., Sur la structure de l'ovule et de la graine et sur les affinités des Salix. (Bull. Mus. Hist. nat. VI. 1900. p. 197.)
28. Tischler, G., Entwicklg. d. Samenanlagen in parthenokarpen Angiosp.-Früchten. (Sonder-Abdruck aus d. Jahrb. f. w. Botanik.)
29. Warming-Möbius, Systemat. Botanik. 3. Aufl. 1911.
30. Wettstein, R. v., Handbuch der systemat. Botanik. 2. Aufl. 1911.

---

## Tafelerklärung.

### Tafel X.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Samenknospe von *P. tremula* vom Februar, einen Fall darstellend, wo drei sporogene Zellen bis zur Reduktionsteilung fortgeschritten sind.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine Samenknospe von *P. canadensis*, drei Archesporzellen zeigend; im September fixiert.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine Samenknospe von *P. canadensis* vom Dezember. Die beiden subepidermalen Archesporzellen haben sich bereits durch perikline Wände geteilt, während die nach innen gelegene dritte Archesporzelle noch ungeteilt ist.

Fig. 4. Längsschnitt durch eine Samenknospe von *P. tremula* vom Dezember. Zwei subepidermale Archesporzellen haben sich durch perikline Wände geteilt, aber nur eine Archesporzelle behält die Fähigkeit zur Weiterentwicklung.

Fig. 5. Oberer Teil der Samenknospe aus einem Längsschnitt von *P. canadensis*. Die Figur zeigt die Embryosackmutterzelle mit der Reduktionsspindel.

Fig. 6. Oberer Teil der Samenknospe aus einem Längsschnitt von *P. tremula* vom Januar. Die Reduktionsteilung befindet sich im Stadium der Anaphase.

Fig. 7. Eine Oberflächenzelle des Funikulus von *P. tremula* mit Kernteilungsfigur.

Fig. 8. Wie in Fig. 7; die beiden Tochterkerne sind bereits fertiggestellt, aber die Spindelfasern sind noch erhalten, und das Chromatin hat die Form von je 8 kugeligen Elementen angenommen.

Fig. 9. Die beiden durch die unvollständige Tetradenbildung entstandenen Schwesterzellen; die untere, der Embryosack, zeigt den zweiten Teilungsschritt der Reduktionsteilung mit der haploiden Chromosomenzahl.

Fig. 10. Der Embryosack von *P. tremula* und seine Schwesterzelle unmittelbar nach der ersten Kernteilung im Embryosack.

Fig. 11. Oberer Teil der Samenknospe aus einem Längsschnitt von *P. tremula* vom Februar. Die beiden Kerne sind nach den Polen des Embryosacks gewandert. Die Nachbarzellen degenerieren.

Fig. 12. Längsschnitt durch eine Samenknospe von *P. tremula*. Der Embryosack ist 4-kernig; die umliegenden Nuzellarzellen degenerieren.

Fig. 13. Mikropylarer Teil eines schräg angeschnittenen Embryosacks von *P. tremula*. Synergiden, Eizelle und Polkern sind bereits deutlich gegeneinander abgegrenzt. $s_1$ und $s_2$ = Synergiden.

Fig. 14. Mikropylarer Teil eines Embryosacks von *P. tremula* mit den beiden Synergiden, der Eizelle und dem sek. Embryosackkern.

Fig. 15. Teil aus einem Embryosack von *P. tremula*. Die beiden Polkerne $p_1$ und $p_2$ sind im Begriff zu verschmelzen. *ei* = Eikern.

Fig. 16. Der chalazale Teil des Embryosacks von *P. tremula* mit den 3 Antipoden.

Fig. 17. Längsschnitt durch den oberen Teil des Nuzellus von *P. canadensis* mit abnormer Embryosackentwicklung.

Fig. 18 a und b. Zwei benachbarte Längsschnitte durch einen Embryosack von *P. tremula*. 18 a zeigt den eingedrungenen Pollenschlauch und den sek. Embryosackkern; 18 b zeigt die Eizelle *ei* und die beiden Synergiden $s_1$ und $s_2$.

Fig. 19. Mikropylarer Teil eines Embryosacks von *P. tremula* nach der Befruchtung. *ps* = Pollenschlauch, *sp* = Suspensor, *e. a.* = Embryoanlage, $s_1 + s_2$ = degenerierte Synergiden.

## Tafel XI.

Fig. 20. Diagramm der männlichen Blüte von *P. canadensis*.

Fig. 21. Diagramm der männlichen Blüte von *Salix pentandra* nach Eichler.

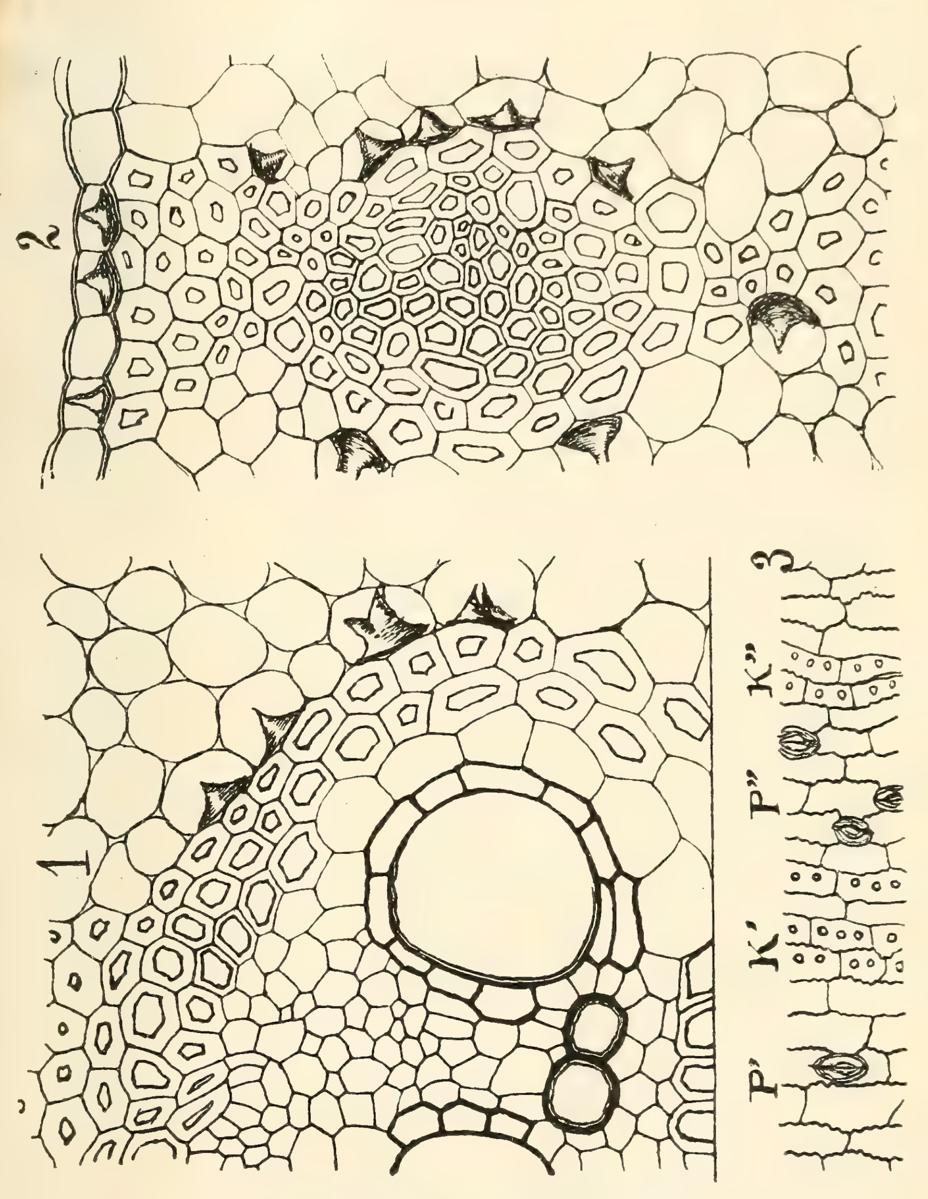
Fig. 22. Längsschnitt durch den Nuzellus von *P. canadensis* mit zwei Embryosackanlagen.

Fig. 23. Reifer Embryosack von *P. tremula* vom Ende Februar. *a* = Antipoden, *s. e.* = sek. Embryosackkern, *ei* = Eikern, $s_1$ und $s_2$ = Synergiden.

Fig. 24. Längsschnitt durch eine Samenknospe von *P. tremula* während der Befruchtung. Der Embryosack hat den Nuzellus durchbrochen und ist in die Mikropyle vorgedrungen. Der Pollenschlauch umgeht die Mikropyle, was durch punktierte Linien angedeutet ist.

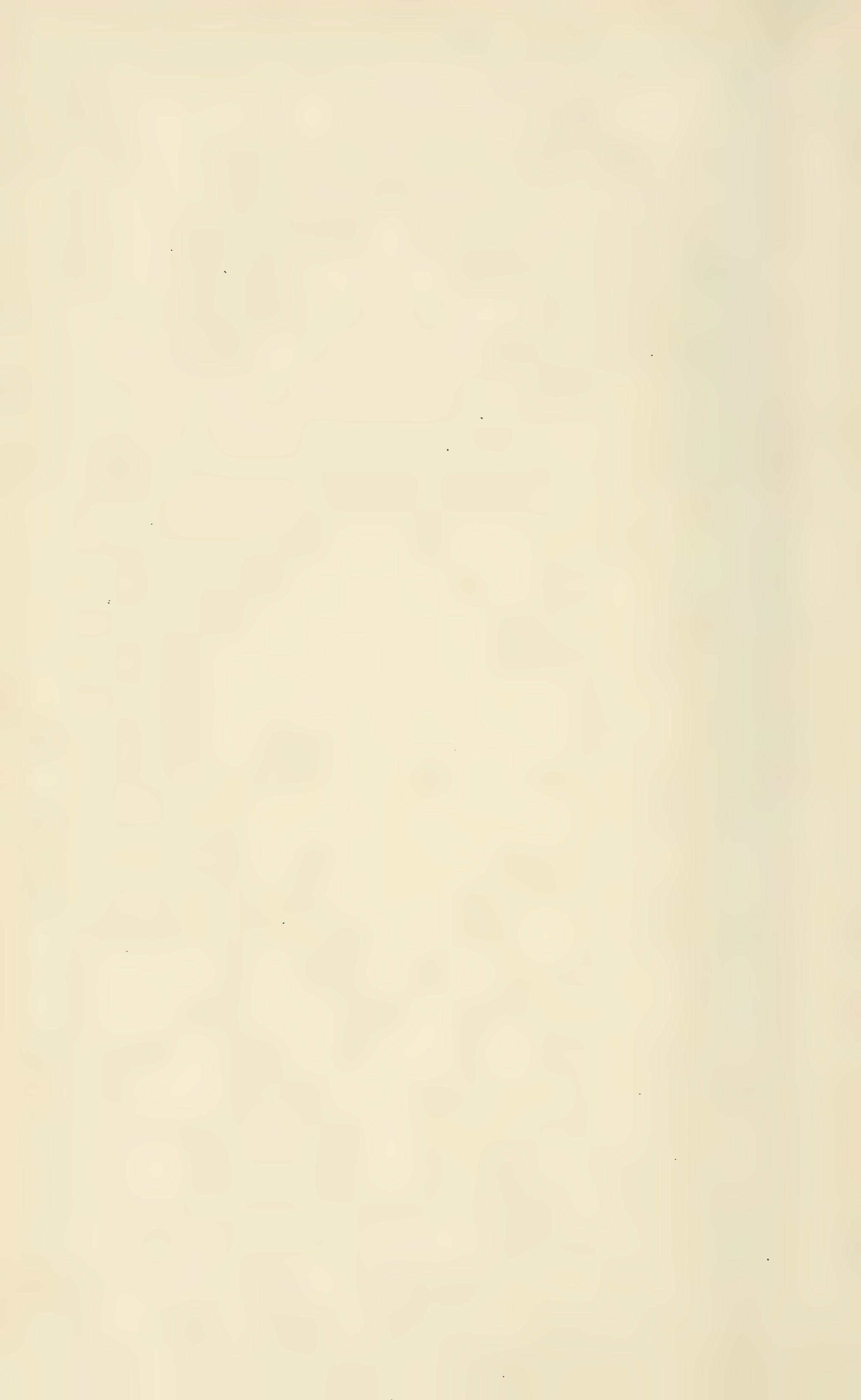
Fig. 25. Längsschnitt durch einen Fruchtknoten von *P. tremula*. Nur zwei Samenknospen sind getroffen. *sa* = Samenknospe, *ps* = Pollenschlauch.

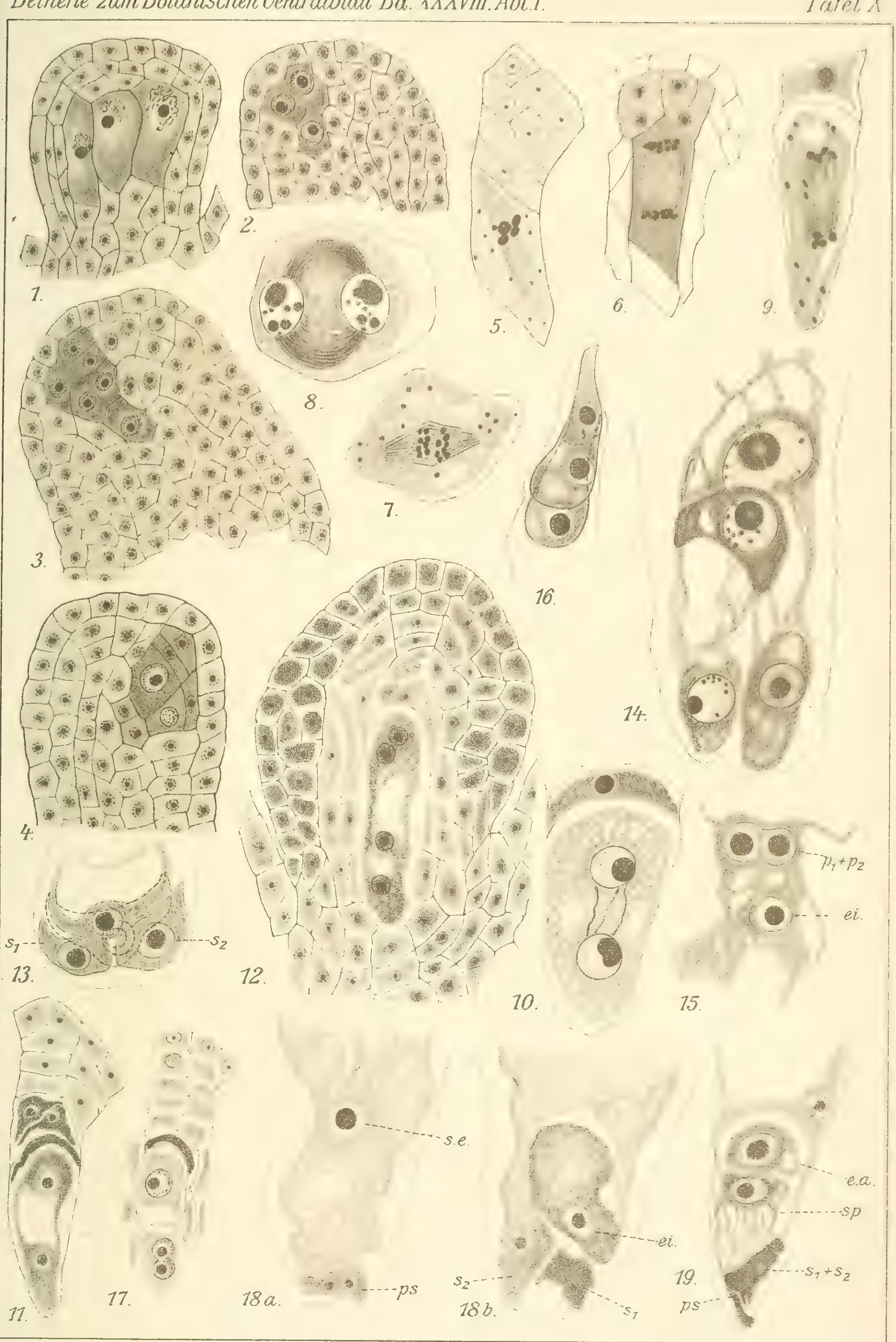
---




## Die Kegelzellen bei *Cladium Mariscus.*

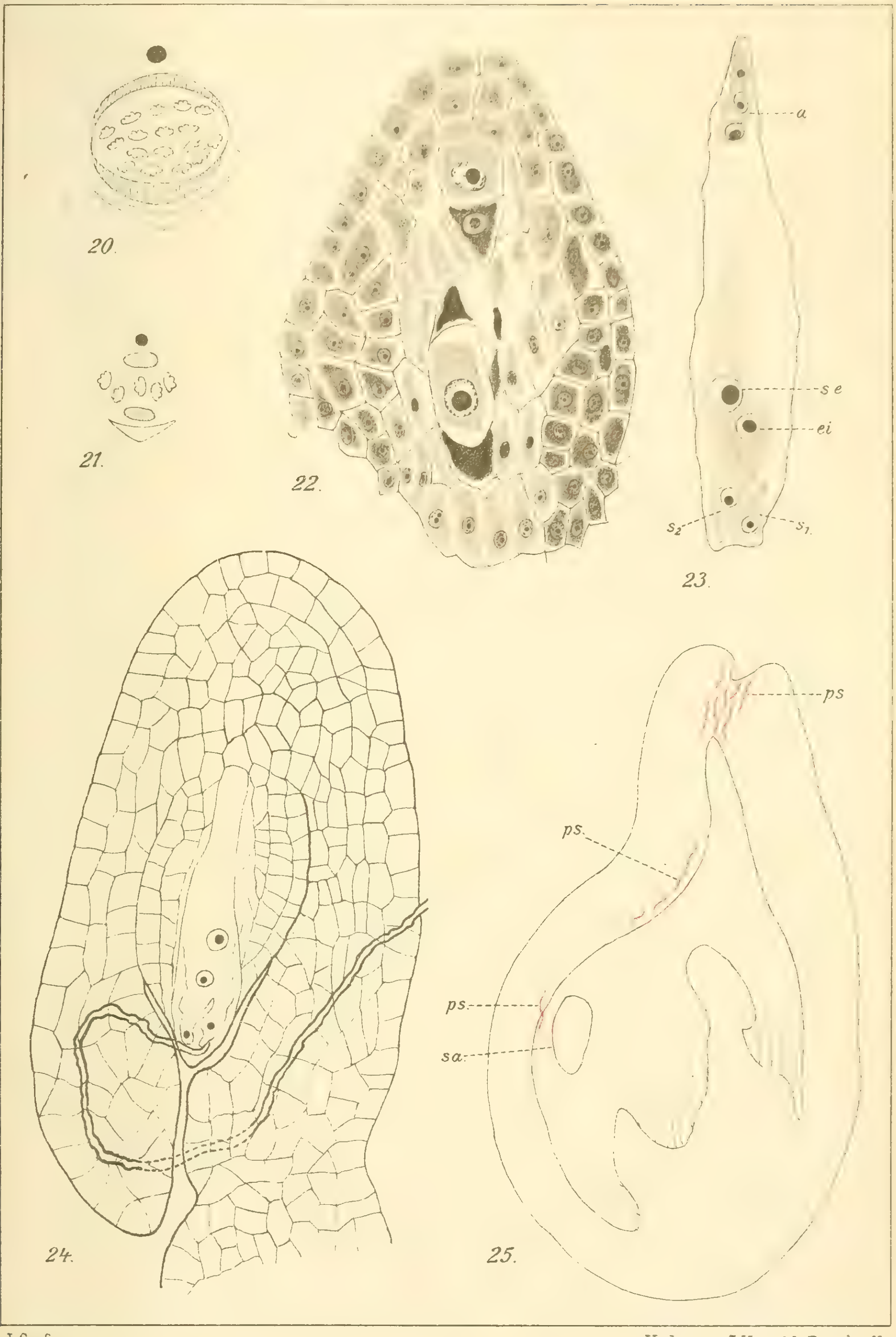
1. Partie aus einem Gefäßbündel, quer;
2. ein subepidermaler Stereombeleg, quer;
3. Aufsichtsbild der Epidermis: $P'$ und $P''$ Streifen über Parenchym mit Stomata, $K'$ und $K''$ Streifen über Stereom, gebildet durch Kegelzellen mit mehreren (bis 3) Kegeln pro Zelle.






J. Graf.
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.






J. Graf. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



Druck von C. Heinrich, Dresden-N.



